

**TRAVAUX
ET DOCUMENTS
DE L'O.R.S.T.O.M.**

BIOLOGIE D'UNE POPULATION DE CREVETTES

Penaeus indicus H. Milne Edwards

sur la côte nord-ouest de Madagascar



Louis LE RESTE



ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par chèque bancaire barré ou par C. C. P., au nom du Service des Publications ORSTOM-C.C.P. : 22.272-21 Y PARIS.
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

I - CAHIERS ORSTOM

BIOLOGIE
ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET PARASITOLOGIE
HYDROBIOLOGIE
HYDROLOGIE

Océanographie
PÉDOLOGIE
SCIENCES HUMAINES

séries trimestrielles

Abonnement: *France* 120 F.
Etranger 156 F. 36,30 US dollars

GÉOLOGIE - *série semestrielle*

Abonnement: *France* 96 F.
Etranger 120 F. 28,00 US dollars

II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

12 numéros par an
(15 fascicules)

Abonnement: *France* 115 F.
Etranger 130 F. 30,25 US dollars

*Nous vous signalons dans cette même collection, Travaux
et Documents de l'O.R.S.T.O.M., le n° 92 :*

**«dynamique des populations de crevettes pénéides
exploitées à madagascar»**

jacques marcille

15,5 x 24 - 197 p. - 72 fig. - 33 tabl. 37,45 F. ttc.
ISBN 2-7099-0518-3

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M.
N° 99

O.R.S.T.O.M.
PARIS
1978

*Cette étude a fait l'objet d'une thèse de Docteur ès-Sciences Naturelles,
soutenue à l'Université d'Aix-Marseille le 27 juin 1977.*

.....
« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies
« ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective»
« et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute repré-
« sentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit
« ou ayant cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).
« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon
« sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal».

.....

RÉSUMÉ

Le cycle biologique d'une population de crevettes appartenant à l'espèce *Penaeus indicus* a été étudié dans une baie du nord-ouest de Madagascar, la baie d'Ambaro.

Un modèle tenant compte de l'influence du milieu sur la maturation des gonades, du pourcentage de femelles mûres en fonction de la taille, de la fécondité individuelle en fonction de la taille et de la mortalité, a permis de mettre en évidence un cycle annuel comportant la succession de deux générations, l'intervalle de temps séparant une génération de celle qui lui a donné naissance étant de six mois environ. Le devenir de ces deux générations désignées par A et B, est totalement différent.

La génération A, qui se développe durant la saison chaude et humide, bénéficie de conditions extrêmement favorables liées en particulier à la richesse trophique du milieu ; d'où un taux de survie élevé.

La génération B, qui se développe pour la plus grande partie durant la saison fraîche et sèche, subit une mortalité importante liée en particulier à la pauvreté trophique du milieu.

SUMMARY

The biological cycle of a population of shrimps belonging to *Penaeus indicus* species has been studied in a bay of the north-west of Madagascar, the Ambaro bay.

A model taking into consideration the influence of the environment on maturation, percentage of maturing females as a function of the length, individual fertility as a function of the length and mortality, has permitted to bring to light an annual cycle including the succession of two generations, the interval of time between a generation and the one which has given birth to it is nearly six months. The growth of these two generations, called A and B, is totally different.

The generation A, which develops during the warm and humid season, profits of extremely favorable conditions connected in particular with the trophic richness of the environment ; so the relatively modest spawns (extremely favorable conditions for maturation to which the important percentage of mature females, but a small abundance of females) in october-november are at the origin of an adult population extremely important which is by itself almost the totality of catches from february-march to june-july.

In march-april, the conditions are nearly favorable to the maturation (average percentage of maturing females) but, because the females are very numerous, one observes very important spawns (the most important of the year) which lead to generation B. This generation, which develops mainly during the cool and dry season, endures an important mortality connected in particular with the trophic poverty of the environment ; so the important spawning of march-april leads only to a small adult population and therefore to small catches in the fisheries. However this generation is extremely useful because its adults are responsible in october and november of spawnings from which generation A is originated.

Louis LE RESTE

BIOLOGIE D'UNE POPULATION DE CREVETTES

Penaeus indicus H. Milne Edwards

sur la côte nord-ouest de Madagascar

INTRODUCTION

Penaeus indicus H. Milne Edwards est une espèce côtière. Elle est trouvée dans presque tout l'Océan Indien et son importance économique est grande.

D'après PRASAD et NAIR (1973), 275 000 tonnes de crustacés auraient été pêchées dans l'Océan Indien en 1970; la plus grande partie en serait constituée par les crevettes. Malheureusement, dans les statistiques disponibles, les captures sont rarement ventilées par espèces et, bien qu'elle soit vraisemblablement importante, la part constituée par P. indicus est inconnue. Aux Indes, MOHAMED (1967) rapporte qu'elle représente environ 8 000 tonnes. A Madagascar, en 1974, elle représentait 67 % des captures de crevettes, soit 3 000 tonnes.

A Madagascar, une pêcherie artisanale, localisée dans la zone intertidale, existe depuis fort longtemps, mais la pêche industrielle à l'aide de chalutiers, après quelques campagnes exploratoires, n'a véritablement commencé qu'en 1966. En 1974, la flottille crevetteière comprenait 44 unités représentant une puissance motrice de 15 000 CV (MARCILLE et al, 1975).

Les études consacrées à P. indicus sont nombreuses. Cependant, si les données présentées par les différents auteurs sont précieuses, les conclusions qui en ont été tirées nous paraissent souvent erronées. En particulier, aucune des estimations concernant la croissance et la mortalité ne nous paraît valable. En outre, les auteurs ont admis implicitement que le cycle de reproduction à l'échelle de la population était identique à celui trouvé à l'échelle de l'individu alors que les deux cycles, nous le verrons, peuvent être très différents. Naturellement, plusieurs

aspects de la biologie de P. indicus ayant été mal interprétés, les conclusions qui ont parfois été faites, concernant le cycle biologique, nous paraissent également erronées.

Le but de notre travail est d'étudier le cycle biologique d'une population de P. indicus au Nord-Ouest de Madagascar, et plus particulièrement en baie d'Ambaro. Dans la conduite de cette étude, nous avons eu deux soucis.

1) Etudier les différents aspects de l'écologie et de la biologie de l'espèce: l'influence des variations du milieu sur la répartition et le comportement, la reproduction, la croissance, la mortalité. Nous verrons en fait que ces différents aspects s'interpénètrent.

2) Etudier les différents stades du développement, depuis la larve jusqu'à l'adulte.

Au terme de ce travail nous tenterons de comprendre comment l'espèce s'est adaptée aux conditions d'environnement très particulières qui existent dans les baies en milieu tropical.

Première Partie

ÉTUDE DU MILIEU

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

SUR LA CÔTE NORD-OUEST DE MADAGASCAR

La portion de côte considérée est délimitée par le Cap d'Ambre au Nord et le Cap St André au Sud (fig.1, p.8). Elle est orientée nord est-sud ouest. Elle est précédée d'un plateau continental étroit (5 à 40 milles) et peu profond (généralement moins de 60 m). Cette côte est découpée par de nombreuses baies. Les crevettes étant pratiquement toujours trouvées en deçà de l'isobathe 20 m, la zone délimitée par cet isobathe est représentée dans la fig.2, p.11.

Des fleuves et un marnage important (3,30 m en moyenne) favorisent le développement des mangroves (fig.3, p.12: 180 000 hectares d'après KIENER, 1965. Il n'y a pas de lagunes. A l'embouchure des fleuves correspondent en mer des fonds vaseux ou sablo-vaseux et, en saison humide, des masses d'eau dessalées.

Les zones délimitées par les isothermes et les isohalines de surface, en mars-avril 1970, sont représentées dans les fig.4 et 5, p.13-14. Bien que très sommaire, ce schéma hydrologique a l'avantage de donner un aperçu des zones marines le plus directement influencées par les apports terrigènes (zones dessalées). Ces zones correspondent le plus souvent à des baies.

A cette époque, la température semble dépendre essentiellement de l'épaisseur de la couche d'eau; les baies peu profondes, comme la baie d'Ambaro, sont chaudes, alors que celles qui sont plus profondes, comme la baie de Sahamalaza, sont plus fraîches.

TOPOGRAPHIE ET BATHYMÉTRIE DE LA BAIE D'AMBARO

La baie d'Ambaro est située sur la côte nord-ouest de Madagascar (fig.2, p.11). Elle s'ouvre sur un plateau continental de 30 à 40 milles de large. Sa profondeur moyenne est petite: 12,2 m. Si on la délimite par une ligne allant de la pointe de Nosy-Faly à Port-Saint-Louis, elle a une superficie de 837 km². D'après PITON et MAGNIER (1971), les surfaces et les volumes délimités par les isobathes 5, 10, 20 et 30 m se répartissent comme suit :

Profondeur (m)	Z < 5	5 < Z < 10	10 < Z < 20	20 < Z < 30	Z > 30
% en surface	31	19	34,5	12,5	3
% en volume	6	15	43	26	9

Les isobathes 5, 10 et 15 m sont à peu près parallèles à la côte (fig.6, p.18).

Deux fleuves se jettent dans la baie : l'Ifasy et l'An-bazoana.

L'estran, exception faite de la presqu'île d'Ambato et de l'île de Nosy-Faly, est occupé en partie par une mangrove atteignant par endroits 5 km de largeur (fig.6, p.18).

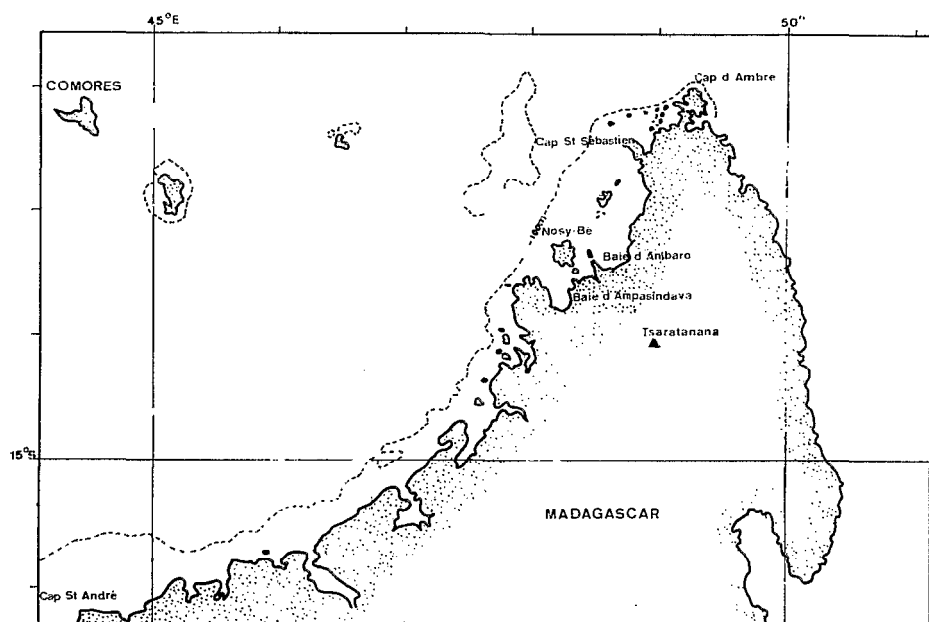


Fig. 1 - Côte nord-ouest de Madagascar.

CLIMATOLOGIE : HYDROGRAPHIE

Le climat est du type "tropical humide". Il est caractérisé par l'alternance d'une saison fraîche et sèche (début mai à fin octobre) et d'une saison chaude et pluvieuse (début novembre à fin avril).

Le Nord de Madagascar est soumis à l'influence de l'alizé du Sud-Est. En saison humide l'alizé est contrarié par la mousson de Nord-Est. L'un et l'autre sont cependant très atténués dans la région étudiée; elle est en effet relativement bien abritée de l'alizé par le Massif de Tsaratanana et de la mousson par la Montagne d'Ambre. En outre, les vents sont déviés par ces deux massifs et ils soufflent uniquement de deux secteurs: Est-Nord-Est (surtout pendant la saison sèche) et Ouest-Nord-Ouest (surtout en saison humide). La vitesse du vent est généralement inférieure à 10 noeuds, sauf dans les grains, assez nombreux en saison humide.

La température de l'air varie assez peu: entre 24°C (moyenne de juillet) et 27°C (moyenne de janvier).

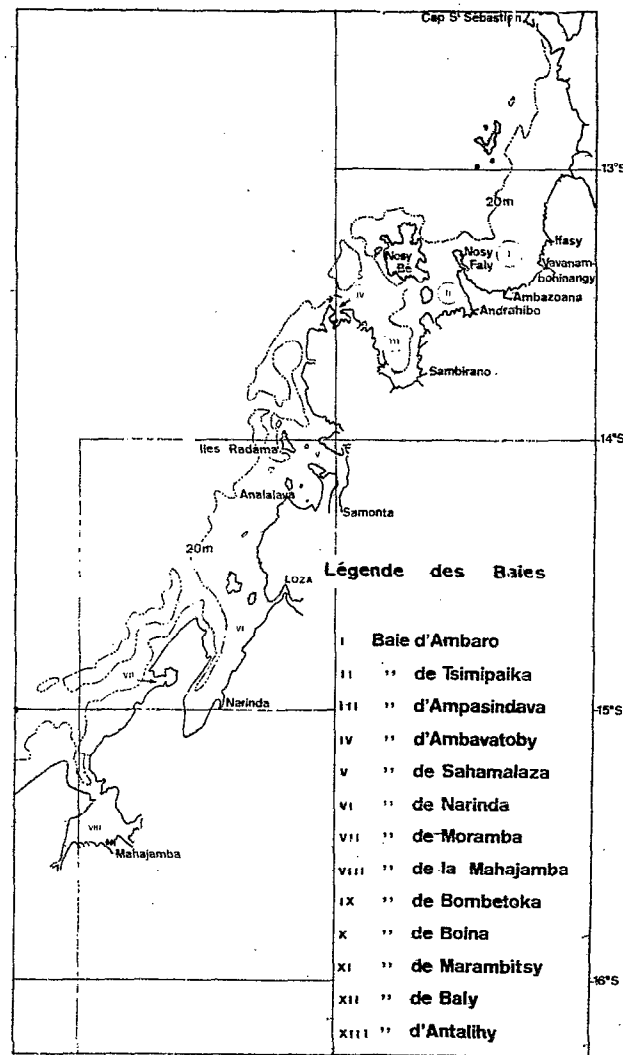
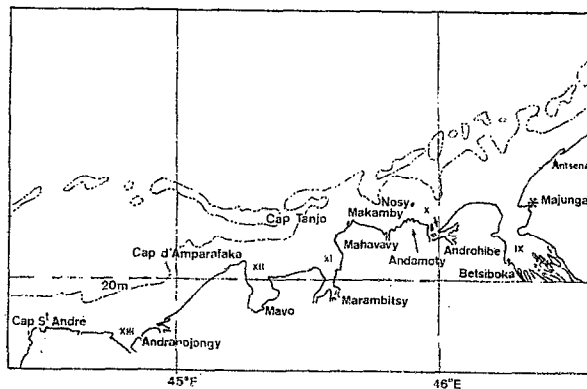
Le régime hydrologique des rivières qui se déversent en Baie d'Ambaro est celui du Tsaratanana (ALDEGHERI, 1967) dont le

fleuve type est le Sambirano (124 km, bassin versant de 2.500 km²) qui se jette dans une baie proche de la baie d'Ambaro, la baie d'Ampasindava (fig. 2, p. 11). Il est défini par des débits maximaux en janvier-février-mars (jusqu'à 1785 m³/s) et des débits minimaux de juillet à novembre (jusqu'à 5m³/s), (fig. 7, p. 18).

Fig. 2 - Côte nord-ouest de Madagascar...

...entre le cap St Sébastien
et la baie de Mahajamba

...entre la baie de Mahajamba et le cap St André



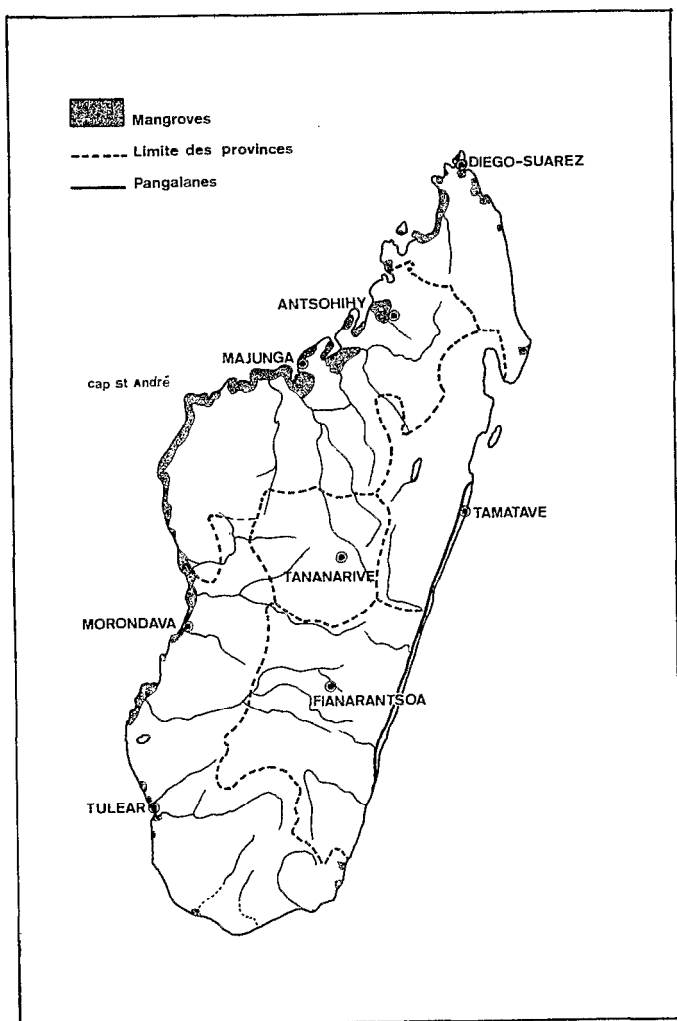


Fig. 3 - Les mangroves malgaches (d'après KIENER, 1965)

Fig. 4 - Température de surface en mars-avril 1970,
le long de la côte nord-ouest de Madagascar...

... entre le cap St Sébastien
et la baie de Mahajamba

... entre la baie de Mahajamba et le cap St André

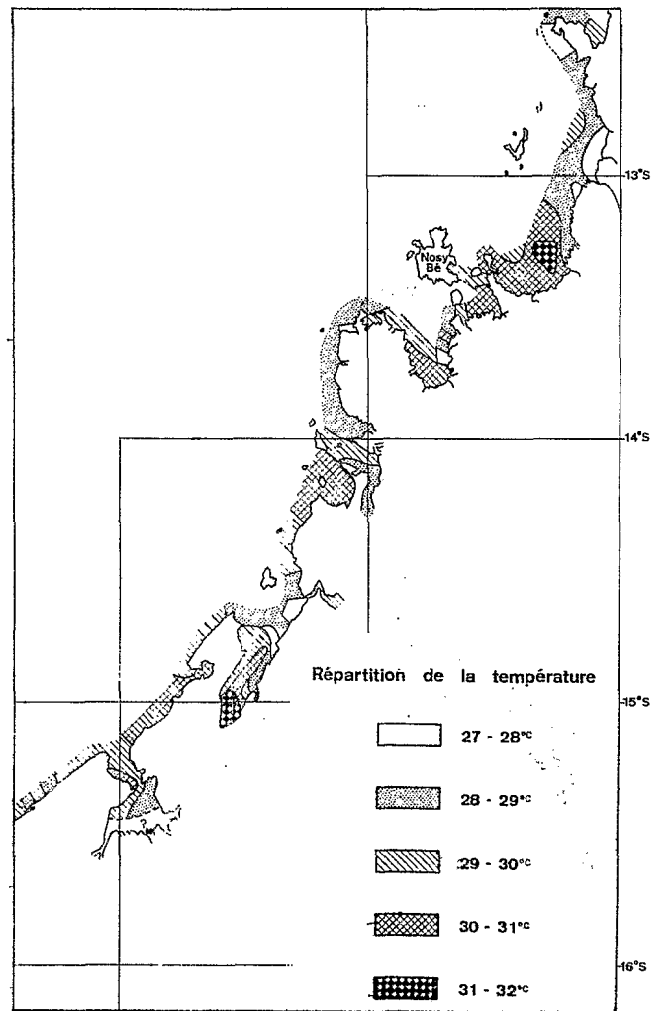
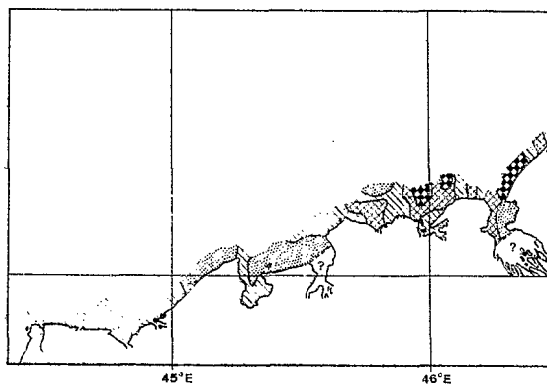
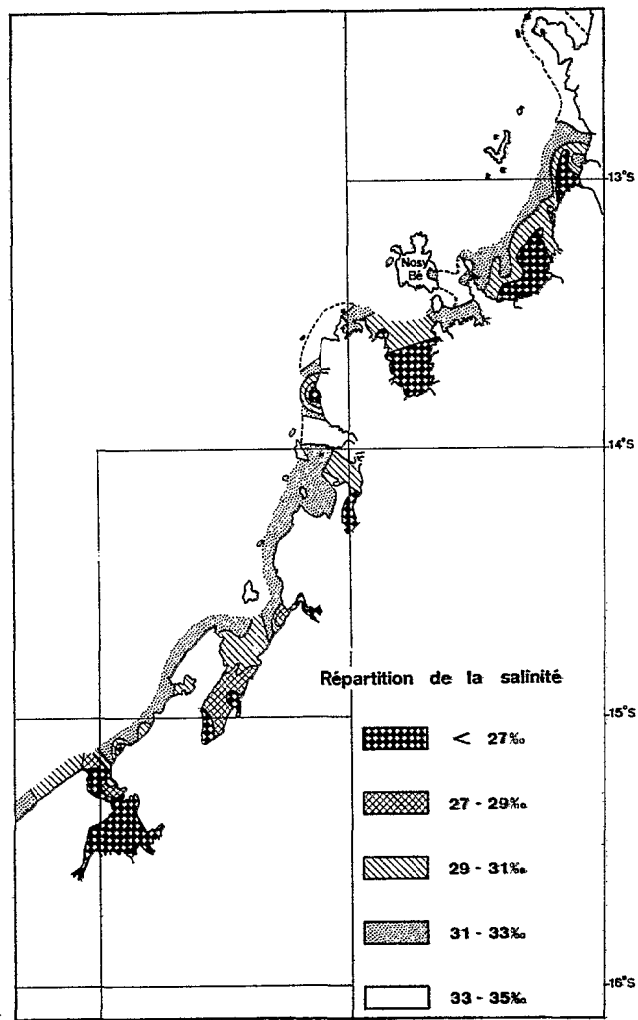
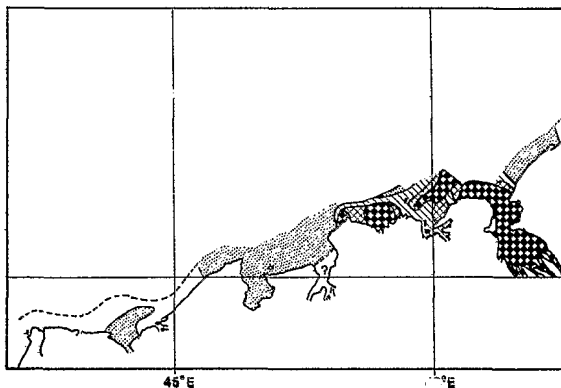


Fig. 5 - Salinité de surface en mars-avril 1970,
le long de la côte nord-ouest de Madagascar...

...entre le cap St Sébastien
et la baie de Mahajamba

... entre la baie de Mahajamba et le cap St André



MOUVEMENTS DE LA MER

1. HOULE ET VAGUES

En saison sèche, l'alizé provoque une houle du Nord-Est. En saison humide, la mousson provoque une houle Nord-Ouest. Cependant, les agitations les plus fréquentes sont liées à la brise de mer, le "talio", qui se lève en début d'après-midi et souffle jusqu'au soir; elles atteignent parfois la force 4 et brassent alors la couche d'eau jusqu'au sédiment.

Le passage des cyclones engendre également, en saison des pluies, des houles très fortes mais de courte durée.

2. MAREES

La marée est semi-diurne, avec légère inégalité diurne. Le marnage varie entre 0,8 et 4 m.

Les courants de marée sont faibles : 0,15 à 0,20 m/s.

3. COURANTS GENERAUX

PITON et MAGNIER (1971) ont décrit une circulation générale de type alternativement estuaire et anti estuaire. Nous y reviendrons plus loin.

HYDROLOGIE DANS LA BAIE

1. SAISONS HYDROLOGIQUES

Les saisons hydrologiques sont en relation avec les saisons climatiques et sont légèrement décalées par rapport à elles. Nous avons retenu deux stations de référence que nous avons occupées en 1966-67.

1.1. Station 3a

Elle est située dans la zone de chalutage (fig.24, p.56); il y a 4 m de fond.

Le diagramme TS (observations faites à 3 m de profondeur) permet de définir les saisons hydrologiques (fig.8, p.20).

De mi-août à fin novembre la température s'élève progressivement (passant de 26,8 à 30,9°C) tandis que la salinité reste assez élevée ($35 < S^{\text{‰}} < 36,5$); c'est le printemps austral.

Puis, la température de l'eau restant élevée, la salinité diminue et c'est de début janvier à début mai une période d'instabilité haline ($30,5 < S^{\text{‰}} < 34$) cependant que la température reste constamment élevée ($29,3 < t^{\circ}\text{C} < 30,7$); c'est l'été austral.

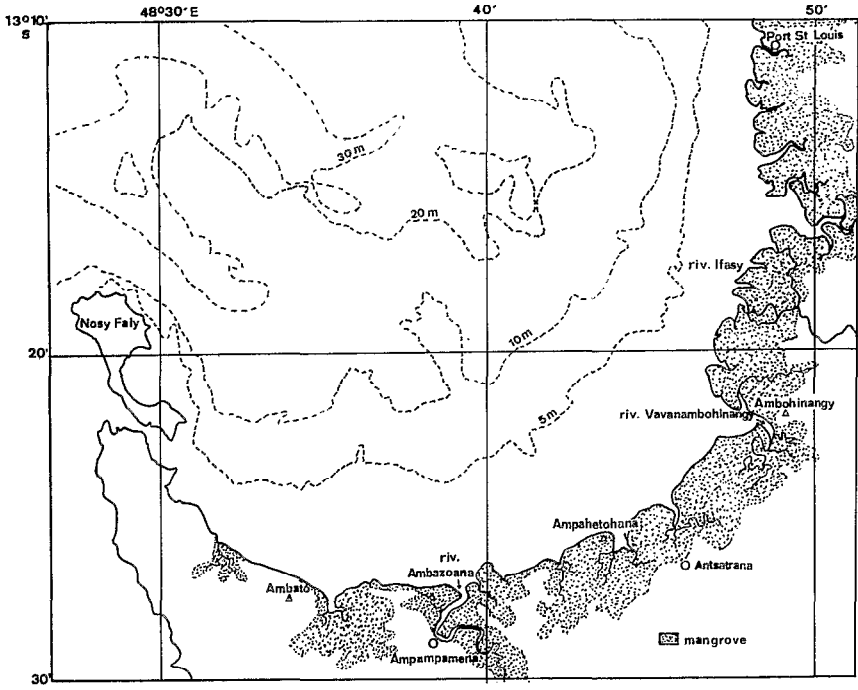


Fig. 6 - Baie d'Ambaro

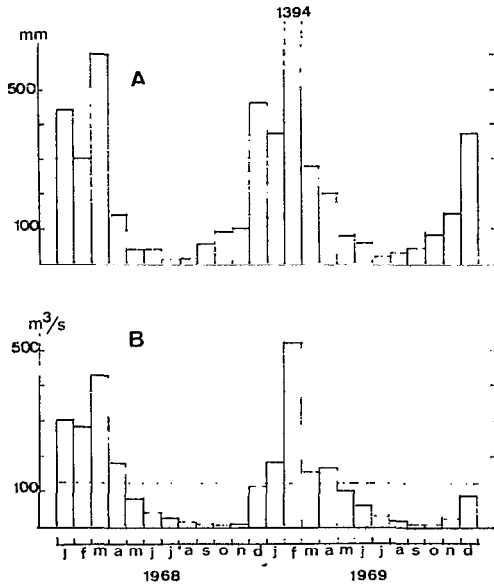


Fig. 7 - a) Relevés pluviométriques mensuels au Centre ORSTOM de Nosy-Bé
b) débits mensuels moyens du Sambirano (d'après PITON et MAGNIER, 1971)

Du début du mois de mai à fin juin la salinité augmente (passant de 33,7 à 35‰) tandis que la température diminue (de 30° à 26,7°C); c'est l'automne austral.

Enfin, pendant une courte période, de fin juin à mi-août, l'eau est fraîche et salée. Cette période, l'hiver austral, est remarquable par la stabilité haline (35,5‰ < 35,7) et thermique (26,7 < t°C < 27,1).

1.2. Station 3b

Cette station est située en dehors de la zone de chalutage, sur des fonds de 20 m (fig.24).

Les saisons se retrouvent, quoique avec un léger décalage, à la station 3b, à 3 m de profondeur. Le retard est de 15 jours environ.

L'instabilité haline que l'on observait à la station 3a durant la saison humide a fait place à une évolution progressive de la salinité.

Si l'on considère maintenant le diagramme TS à 10 m de profondeur on constate qu'il n'y a pratiquement plus que deux saisons. De mi-août à début mars la température augmente, passant de 26 à 30°C; cette augmentation s'accompagne, à partir de novembre, d'une diminution de la salinité, qui tombe de 35,2 à 33,6‰. De début mars à mi septembre on a au contraire une diminution de la température (qui tombe de 30 à 26°C) accompagnée d'une augmentation de la salinité (qui passe de 33,6 à 35‰).

On remarque, en comparant les différents diagrammes TS, que l'amplitude des variations, en ce qui concerne la température et la salinité à 3 m de profondeur, est à peu près identique aux deux stations (4°C pour la température et 5 à 6‰ pour la salinité).

Par contre, à la station 3b, à 10 m de profondeur, si

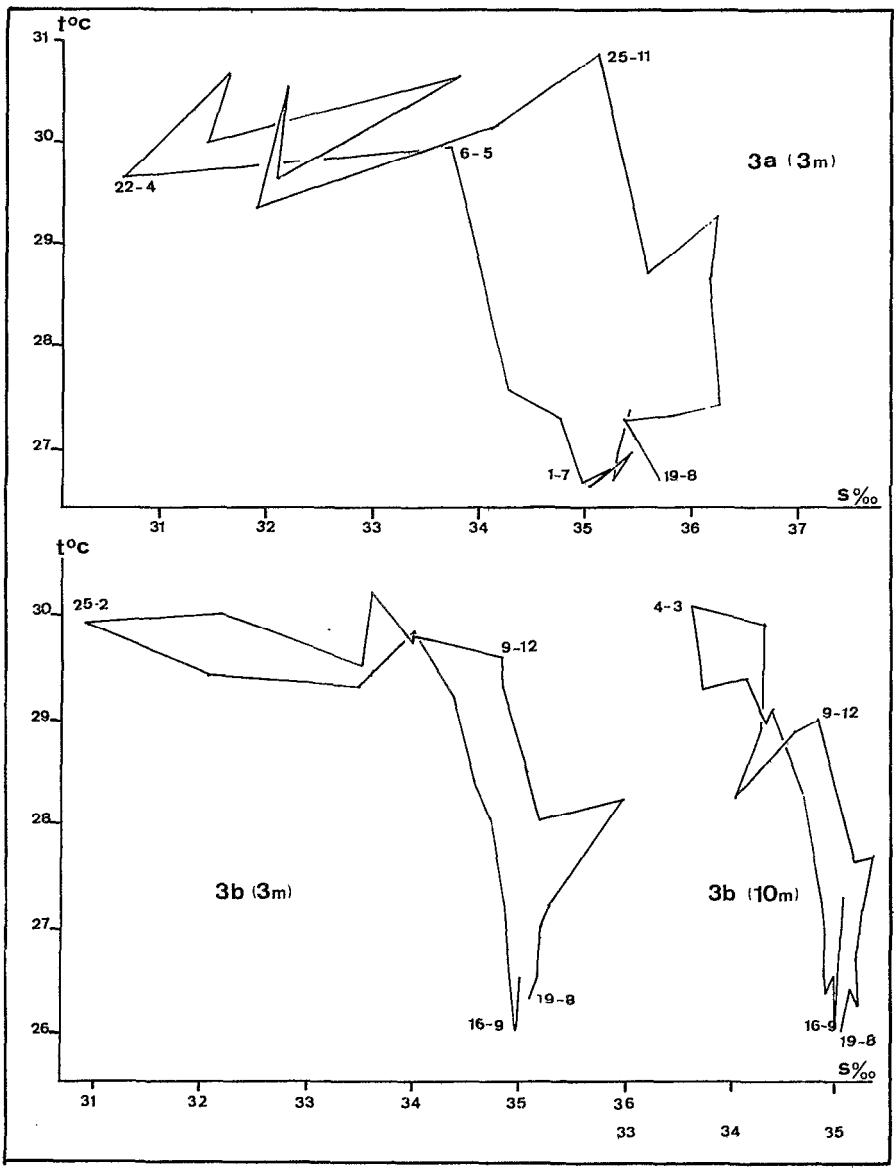


Fig. 8 ~ Diagrammes T-S aux stations 3a et 3b en 1966-1967

la température varie également de 4°C , la salinité, elle, subit une fluctuation inférieure à $2^{\circ}/\text{‰}$. Au niveau du fond, cette fluctuation est de $0,75^{\circ}/\text{‰}$. A 3 m de profondeur, les caractéristiques de la masse d'eau sont donc à peu près les mêmes aux stations 3a et 3b: c'est une eau subissant de fortes variations saisonnières de température et de salinité. Par contre, à 10 m, à la station 3b, on a une eau qui est remarquable par sa relative stabilité haline.

2. MASSES D'EAU ET CIRCULATION

Ce problème a fait l'objet d'une étude approfondie de PITON et MAGNIER, 1971, et nous reproduisons donc les résultats des auteurs.

Le trait qui différencie le plus les deux saisons climatiques étant la pluie plutôt que la température, la propriété la plus intéressante à étudier est la salinité. C'est d'elle que dépend essentiellement la stratification en densité, surtout en saison humide.

En saison humide, la situation est la suivante: minimum superficiel, maximum au fond. Les plus grandes dilutions sont observées près de la côte, entre le delta de la rivière Ifasy et l'embouchure de l'Ambazoana. Le gradient vertical de salinité peut être grand, quelques unités par mètre, surtout par fond inférieur à 15 m. Le gradient de salinité diminue lorsqu'on s'éloigne de la côte, que l'on considère le gradient horizontal en surface, le gradient au niveau du fond ou le gradient vertical. La fig. 9a, p. 22, schématise une répartition verticale des isohalines caractéristique de la saison humide.

A partir du mois de mai, la dessalure superficielle due

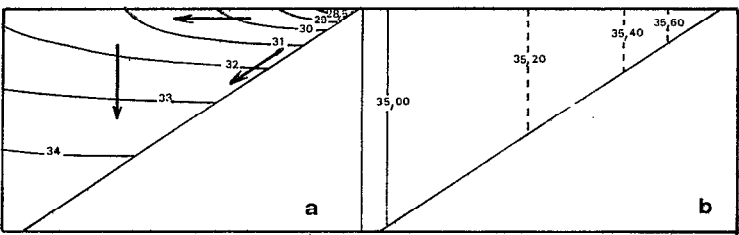


Fig. 9 - Coupes verticales schématiques de la salinité en saison humide (a) et en fin de saison sèche (b). Les flèches indiquent les directions dans lesquelles le gradient diminue (d'après PITON et MAGNIER, 1971)

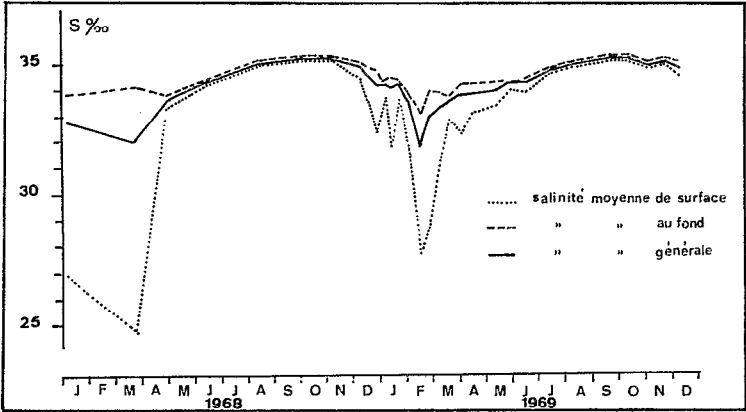


Fig. 10 - Evolution de la salinité moyenne en baie d'Ambaro (d'après PITON et MAGNIER, 1971)

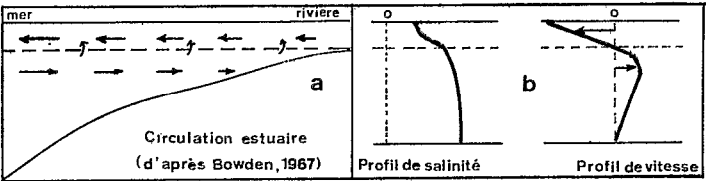


Fig. 11 - Schéma d'un estuaire avec entrainement et mélange partiel (d'après BOWDEN, 1967 ; extrait de PITON et MAGNIER(1971)

à la pluie et aux rivières disparaît et l'eau s'homogénéise verticalement en salinité. Cette homogénéisation se réalise en premier sur la partie la plus externe du plateau puis progresse vers la côte. Horizontalement, le gradient tend à disparaître puis, en fin de saison sèche, à s'inverser: l'eau est plus salée près de la côte et le gradient horizontal croît lorsque la profondeur diminue. La fig.9b, p.22, schématise une répartition de ce type.

Si on considère l'évolution des paramètres S_s , S_f et S_m (salinité moyenne de surface, de fond et de toute l'épaisseur de la couche d'eau pour l'ensemble de la baie) on remarque (fig.10, p.22):

- les variations très importantes de la salinité de surface;
- les variations relativement petites de la salinité de fond;
- les grands écarts entre S_s et S_f en saison humide (jusqu'à 9,5‰ en mars 1968).

Si on se réfère aux travaux de BOWDEN, 1967, et de PRITCHARD, 1967, la baie d'Ambaro peut être considérée comme un estuaire côtier de plaine à deux couches, avec entraînement et mélange partiel. Le schéma d'une telle circulation est le suivant: de l'eau douce arrivant dans l'estuaire dilue une couche supérieure d'eau de mer d'une épaisseur constante limitée par la halocline. Cette eau s'écoule vers le large (conservation du niveau de la mer) en entraînant de l'eau sous-jacente qui est remplacée par un courant inférieur venant du large (fig.11, p.22). Bien entendu, ce schéma a une valeur statistique et peut être perturbé momentanément en raison de la direction et de la force du vent; il ne prend pas en compte non plus les petites oscillations induites par les courants de marée.

Les mesures effectuées pendant la période janvier-mars ont donné des vitesses de 1,4 à 4 cm/s pour le courant de surface

et de 0,5 à 2 cm/s pour le courant de fond.

La circulation estuaire peut persister quelque temps au début de la saison sèche alors même que l'évaporation compense les apports d'eau douce; cette situation a été observée en juin 1969.

La disparition du gradient vertical de salinité est observée vers le mois de juin de chaque année. L'évaporation devenant prépondérante, l'eau de surface a en effet tendance à s'enfoncer et à se mélanger sur toute l'épaisseur. La salinité moyenne S_m augmente ainsi rapidement. La hauteur d'eau évaporée étant uniforme dans toute la baie, la salinité résultante est d'autant plus élevée que la couche d'eau est moins épaisse; d'où une légère augmentation de salinité près des côtes et un glissement de l'eau sursalée contre le fond vers le large. Ce déplacement est compensé par un déplacement de l'eau de surface vers la côte. Il s'est donc établi un système anti-estuaire.

Nous verrons plus loin les implications biochimiques de ces deux types de circulation.

3. TURBIDITE

Elle est liée essentiellement aux apports terrigènes; elle est donc maximale en saison humide.

HYDROLOGIE DANS LA ZONE INTERTIDALE

Les mesures ont été faites devant Ampahetohana (fig.6, p.18) pour l'étude des variations en fonction de la marée, et à mi-distance entre Ampahetohana et l'embouchure de l'Ambazoana pour l'étude des variations saisonnières. Les prélèvements et mesures étaient effectués à 0,50 m au-dessous du niveau de la surface.

1. SALINITE

Les variations en fonction de la marée sont généralement faibles et ne dépassent pas 2 unités. La plus forte amplitude a été observée en avril ($4,66\text{‰}$). C'est pratiquement toujours au moment de l'étale de basse mer que sont observées les plus basses salinités (fig.12, p.26).

Le cycle annuel de la salinité (fig.13, p.27) montre qu'à marée basse la salinité minimale a été observée en janvier ($26,33\text{‰}$), la salinité maximale en octobre ($37,5\text{‰}$).

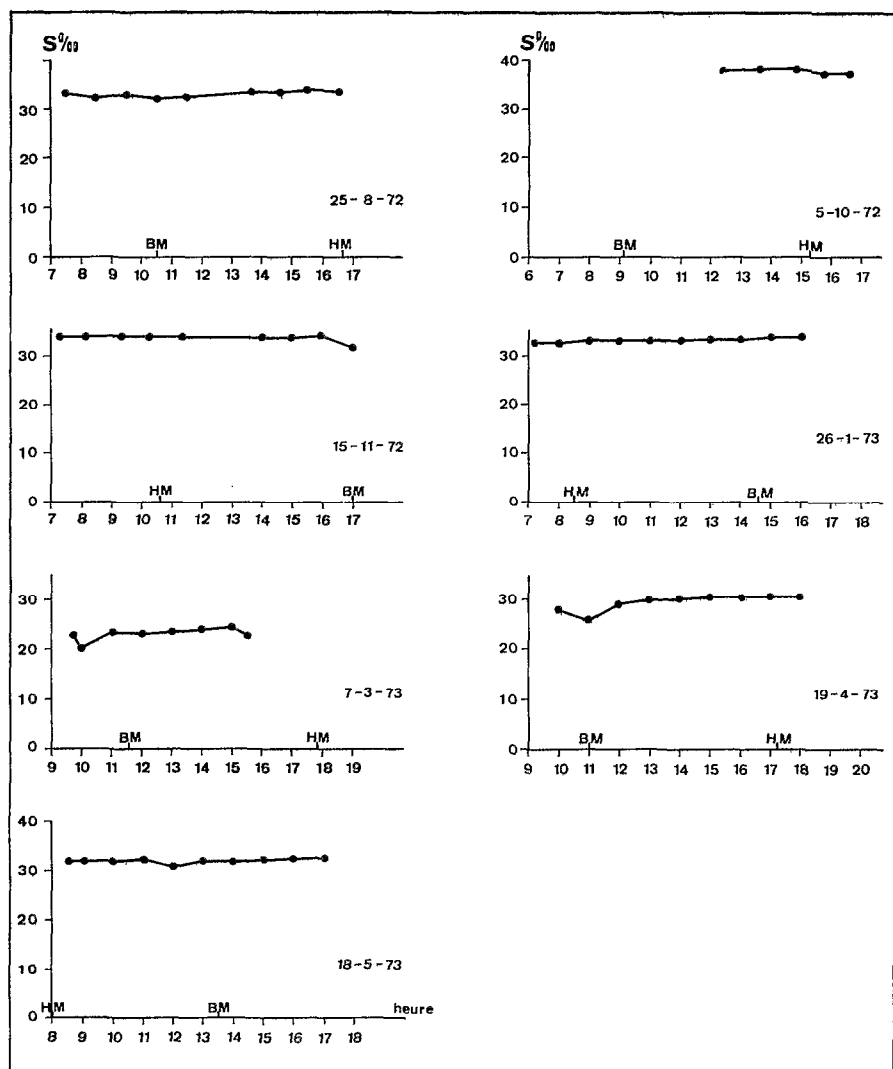


Fig. 12 - Variations saisonnières de la salinité au cours d'un cycle de marée dans la zone intertidale.

2. TEMPERATURE

Les variations circadiennes sont aussi importantes que les variations saisonnières. La température minimale a toujours été observée vers 07h00 et oscille entre 27 et 29,5°C. La température maximale est notée l'après-midi, entre 13h00 et 16h00, et oscille entre 32 et 33°C tout au long de l'année (fig.14, p.28).

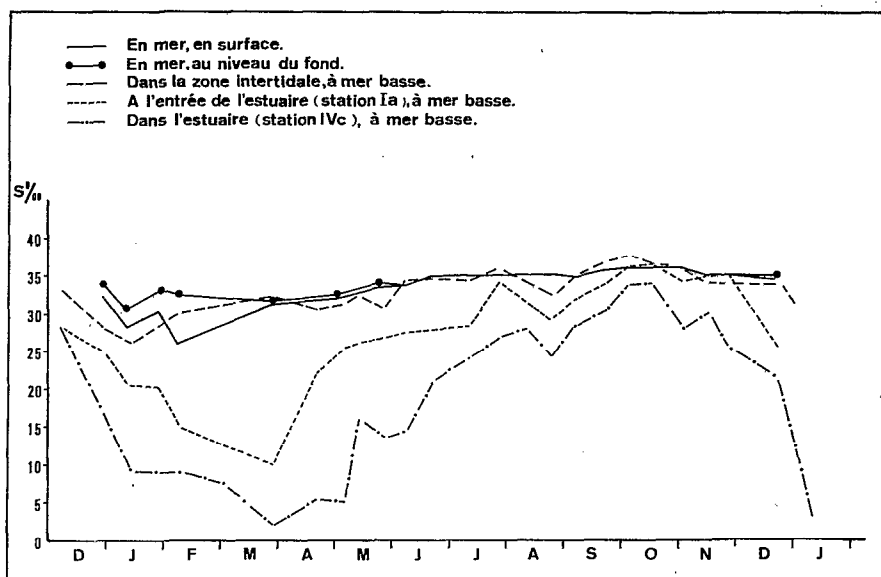


Fig. 13 - Variations saisonnières de la salinité, en 1972, dans l'estuaire, la zone intertidale et en mer.

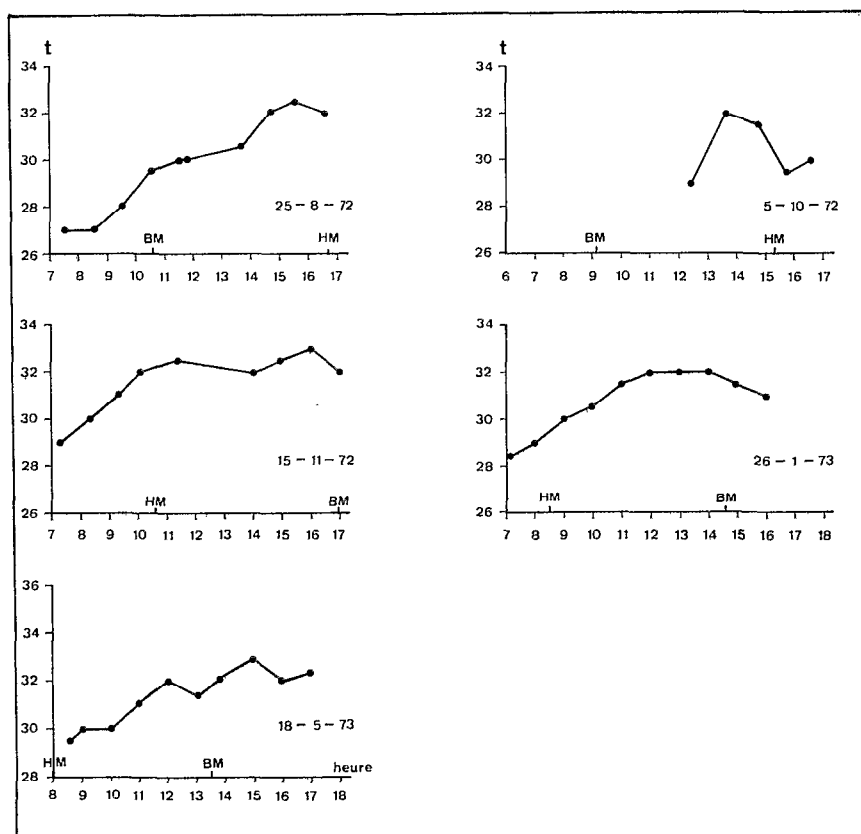


Fig. 14 - Variations saisonnières de la température au cours d'un cycle de marée dans la zone intertidale.

HYDROLOGIE DANS UN ESTUAIRE

Les prélèvements et mesures ont été faits dans l'Am-bazoana, de jour, au bord de la rivière, à 0,50 m au-dessous du niveau de la surface.

1. SALINITE

Elle varie évidemment tout au long de l'estuaire et subit de très fortes fluctuations saisonnières et en fonction de la marée.

Les variations saisonnières à chaque station, à marée basse, sont représentées dans la fig.16, p.32. En mars, au moment de la dessalure maximale, la salinité est inférieure à 4‰ à toutes les stations. En septembre, au moment de la dessalure minimale, elle s'échelonne entre 8‰ à la station située la plus en amont et 34‰ à celle située près de l'embouchure.

Dans la fig.15, p.31, nous avons représenté les variations de la salinité en fonction de la marée, à diverses époques de l'année, à une station située au niveau du village d'Ampampame-

na (fig.6, p. 18). La salinité est toujours minimale à l'étale de basse mer et maximale à celle de haute mer. L'amplitude est de 3 unités en octobre-novembre, de 27 unités en avril. Les mesures ont généralement été faites en marée de vive eau et il s'agit donc là d'amplitudes maximales.

Dans la fig.13, p.27, nous avons représenté les variations saisonnières de la salinité, à marée basse, aux stations Ia et IVc qui, approximativement, délimitent la nurserie. La salinité aux deux stations est minimale fin mars (respectivement 10,16 et 2,18‰) et maximale en octobre (respectivement 36,60 et 33,87‰).

2. TEMPERATURE

Les variations étant minimales d'une station à l'autre, nous ne mentionnerons que les mesures effectuées au niveau d'Am-pampamena. La température moyenne (moyenne arithmétique entre les deux températures extrêmes au cours d'un cycle de marée) varie peu tout au long de l'année (entre 28,9°C en août et 32,5°C en novembre). Les variations circadiennes sont au moins aussi importantes que les variations saisonnières. Les températures minimales (elles oscillent entre 28 et 31,4°C tout au long de l'année) sont liées d'une part aux premières heures de la matinée (6-8h00), d'autre part à la basse mer. Les plus hautes températures (elles oscillent entre 29,8 et 33°C tout au long de l'année) sont liées d'une part aux premières heures de l'après-midi, d'autre part à la haute mer. De ce fait il n'est pas possible de dégager un schéma des variations circadiennes (fig.17, p. 35).

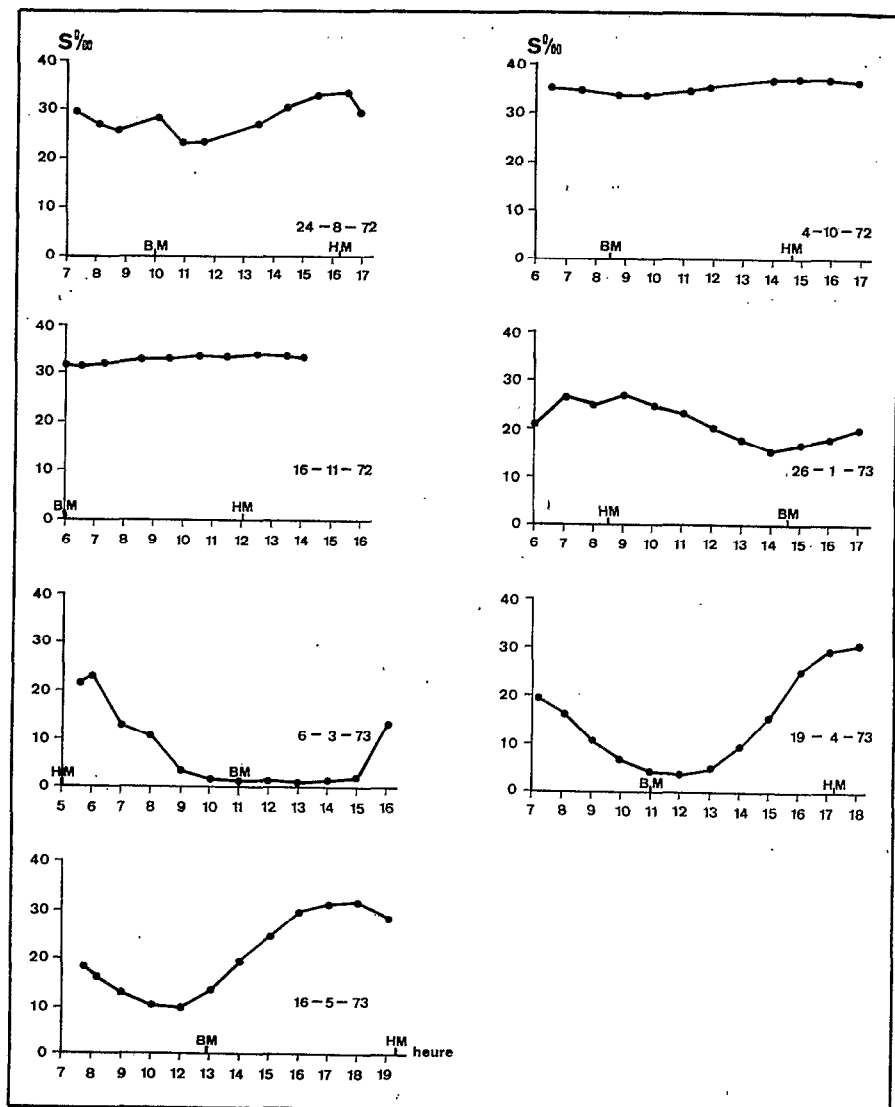


Fig. 15 - Variations saisonnières de la salinité au cours d'un cycle de marée dans l'estuaire, au niveau d'Ampampamena (cf. fig. 26)

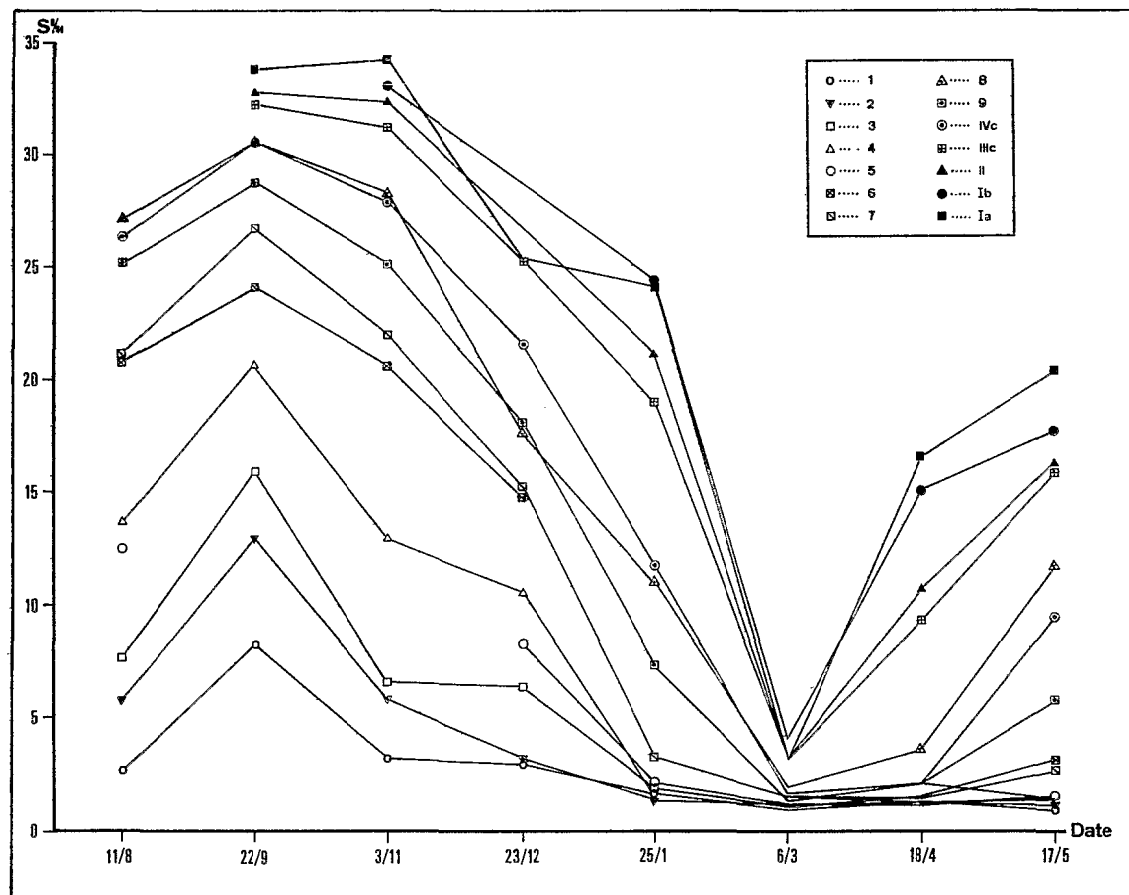


Fig. 16 - Variations saisonnières de la salinité, à marée basse, aux différentes stations de l'estuaire (pour l'emplacement des stations, cf. fig. 26).

SÉDIMENTOLOGIE

Une étude approfondie de la sédimentologie de la baie d'Ambaro a été effectuée par DANIEL, DUPONT et JOUANNIC (1972). Trois zones peuvent être distinguées (fig.18, p.36).

- A l'Est de la baie: une zone vaseuse. Ces vases sont d'origine terrigène et actuelles. Elles proviennent des apports de l'Ifasy et de la Mahavavy. Elles sont caractérisées par leur pauvreté en calcaire.

- A l'Ouest de la baie: une zone vaseuse. Ces vases se distinguent des précédentes par leur richesse en calcaire. Il s'agirait de vases fossiles correspondant à d'anciens apports du Sambirano qui se jetait autrefois en baie de Tsimipaika. Puisqu'aucun fleuve ne se jette dans la partie occidentale de la baie, ces vases sont surmontées par une eau moins trouble et moins sujette à des variations de salinité que celle de l'Est de la baie.

- Dans l'axe de la baie: une passée sableuse. Ce sont des sables quartzo-calcaires.

La teneur en carbone organique de ces sédiments, exprimée en pourcentage, est en moyenne de 1,26 %. Les teneurs les plus élevées sont trouvées dans les sédiments fins. Les vases ter-

rigènes de l'Est de la baie sont par ailleurs plus riches que les vases fossiles de la partie ouest (2,5 à 3,5 % contre 2 %). Les teneurs en carbone organique évoluent dans le même sens que les teneurs en fer. L'origine terrigène du fer étant démontrée, les auteurs pensent raisonnable d'attribuer la même origine au carbone organique. Néanmoins, dans les sables du centre et les vases de l'Ouest de la baie, le rapport carbone/fer est un peu plus élevé qu'à l'Est; les auteurs pensent qu'il y aurait production de matière organique marine dans les deux premières zones. Nous aurons à revenir sur ce problème à propos de l'étude du zoobenthos.

La partie la plus externe de la zone intertidale est occupée par une bande de sables quartzeux; la partie la plus interne est occupée par des vases de mangrove.

Les rives de l'Amhazoana, sur toute la longueur d'estuaire étudiée, sont occupées par de la vase.

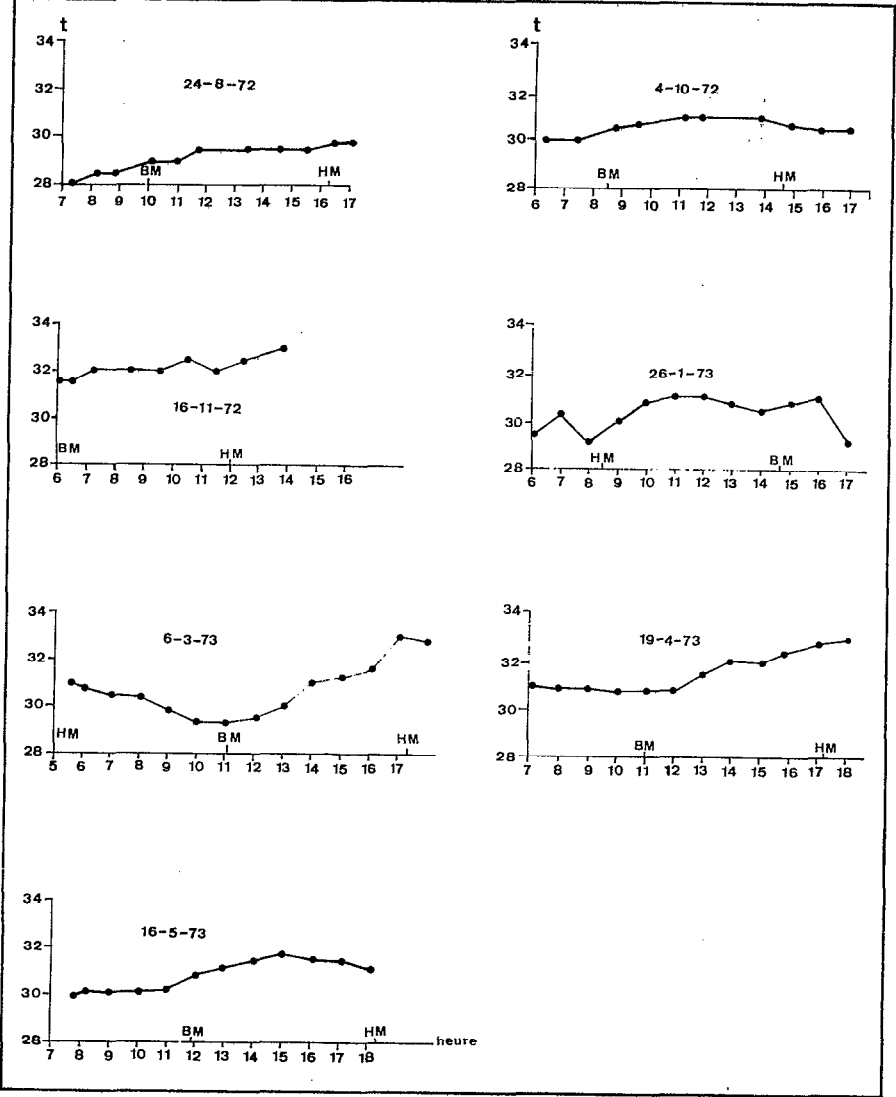


Fig. 17 - Variations saisonnières de la température au cours d'un cycle de marée à Ampampama (estuaire)

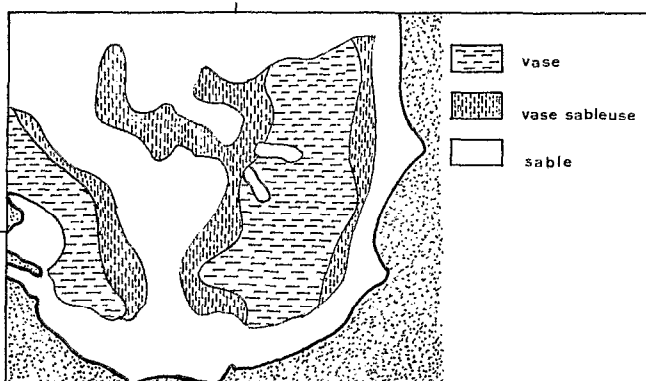


Fig. 18 - Carte sédimentologique de la baie d'Ambaro
(d'après DANIEL, DUPONT et JOUANNIC, 1972)

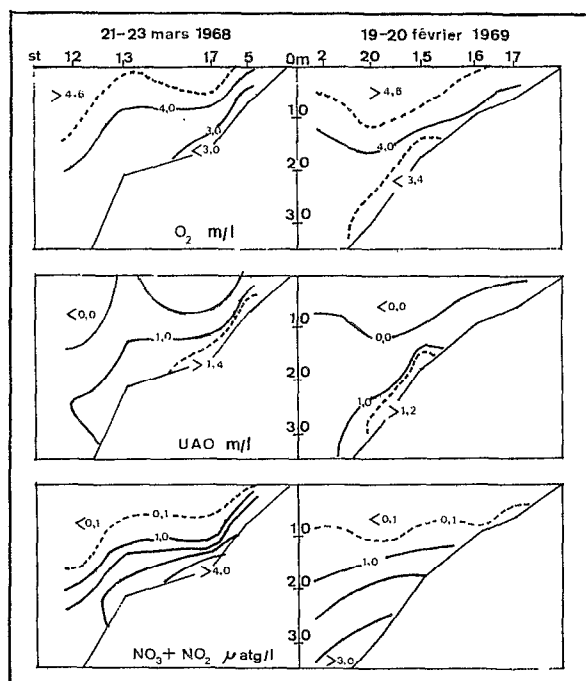


Fig. 19 - Exemples de distributions verticales suivant une coupe côte-large, de l'oxygène dissout O_2 , de l'utilisation apparente de l'oxygène UAO et des teneurs en nitrate + nitrite ($NO_2 + NO_3$) en saison humide (d'après PITON et MAGNIER, 1971)

SELS NUTRITIFS

Deux modes d'utilisation des sels nutritifs ont été mis en évidence dans la zone des baies, au voisinage de Nosy-Bé: une utilisation rapide et une utilisation différée.

- Utilisation rapide: l'enrichissement en sels nutritifs peut se faire soit par les pluies qui tombent sur la baie (PITON et MAGNIER, 1971, ont trouvé des teneurs de $6,6 \mu\text{atg/l}$ d'azote nitrique et de $30 \mu\text{atg/l}$ d'azote ammoniacal dans de l'eau de pluie), soit par de l'eau de ruissellement (PITON et al, 1973, notent des teneurs de $7,5 \mu\text{atg/l}$ de nitrate et de $5,2 \mu\text{atg/l}$ de nitrite dans le Sambirano). Cet enrichissement est évidemment maximal pendant la saison des pluies. Ces anions semblent être rapidement utilisés car ils ne sont observés qu'à l'état de traces dans la couche superficielle en baie d'Ampasindava (PITON et al, 1973) et dans toute la couche d'eau en baie d'Ambaro (PITON et al, 1969; PITON et MAGNIER, 1970).

- Utilisation différée: elle a été mise en évidence par PITON et MAGNIER, 1971; MAGNIER et PITON, 1972; PITON et al, 1973. Elle est liée au système de circulation estuaire qui règne dans les

baies en saison humide. Un estuaire constitue une trappe où la matière organique contenue dans les particules mortes d'origine exogène ou endogène, après avoir sédimenté, sont ramenées vers la côte par le contre-courant de fond. La matière organique est progressivement minéralisée. L'halocline très marqué freine la diffusion des matières organiques et des sels minéraux vers la surface. Comme par ailleurs la turbidité inhibe la photosynthèse au niveau du fond, la couche profonde s'enrichit en sels minéraux (fig.19, p.36).

En fait, ce mécanisme de formation de poches riches en sels minéraux a surtout été mis en évidence dans la baie d'Ampasindava qui est plus encaissée et plus profonde que la baie d'Ambaro. MAGNIER et PITON (1972) ont distingué trois couches: une couche superficielle s'écoulant vers le large, une couche intermédiaire correspondant au contre-courant, une couche inférieure pratiquement immobile. C'est dans cette dernière couche que l'on observe les fortes concentrations en sels minéraux. Du fait du non renouvellement de l'eau, cette minéralisation s'accompagne d'un déficit en oxygène.

La topographie de la baie d'Ambaro ne permet pas l'établissement d'une couche immobile permanente et les poches riches en sels minéraux et pauvres en oxygène telles que celle représentée dans la fig.19, p.36, disparaissent en cas de fort coup de vent. FRONTIER (1975) pense que ce serait le sédiment lui-même, siège de phénomènes bactériens intenses, plutôt que la couche d'eau sus-jacente, qui servirait de réservoir de matériel nutritif.

En baie d'Ampasindava, à partir du début de la saison sèche, la stratification tend à disparaître et les sels minéraux peuvent plus facilement être ramenés vers les eaux superficielles à la faveur de la diffusion turbulente et ils seront utilisés pour la photosynthèse. Au mois de juillet, les poches disparaissent.

BIOMASSE ET PRODUCTION PRIMAIRE

ODUM et HEALD (1975) ont décrit deux types fondamentaux de chaîne alimentaire dans les zones d'estuaire et de baie. Le premier est basé sur l'utilisation du phytoplancton, l'autre sur celle des débris végétaux provenant des algues de grande taille ou des plantes vasculaires et, en complément, du phytoplancton et du micro-phytobenthos.

Le premier type de chaîne est caractéristique des baies assez profondes où l'eau est relativement claire. Le second type est trouvé dans les baies et estuaires vaseux peu profonds abritant des herbiers ou bordés par des mangroves ou des lagunes riches en herbiers. Nous passerons rapidement en revue ce que nous savons des trois sources possibles de production primaire en baie d'Ambaro: phytoplancton, micro-phytobenthos, plantes vasculaires produisant des détritiques organiques.

1. PHYTOPLANKTON

Dans la région de Nosy-Bé, le phytoplancton a été étudié

par SOURNIA et ANGOT. Nous analyserons seulement les travaux concernant la baie d'Ambaro (ANGOT, 1965, 1968). Deux stations ont été occupées pendant un an: l'une à l'ouverture de la baie sur un fond de 30 m, l'autre au Sud-Est de la baie, sur un fond de 5 m.

A la station du large (ANGOT, 1968), la biomasse phytoplanctonique est plus importante en saison humide qu'en saison sèche (fig.20, p.42). Il en est de même pour la production primaire. A la station côtière (ANGOT, 1965), les cellules mesurant plus de 5μ présentent un maximum important mais fugitif en janvier et une période d'abondance plus soutenue de début avril à fin août (fig.21, p.42), avec un maximum en juillet. Le nombre de cellules mesurant moins de 5μ , faible de janvier à mars, augmente progressivement entre avril et décembre.

ANGOT (1968) pense que les deux maxima observés à la station du large, en février et mai, sont en rapport direct avec les pluies et les apports terrigènes de sels minéraux. A la station côtière, ANGOT (1965) n'aborde pas la question de savoir d'où viennent les sels minéraux qui permettent le développement phytoplanctonique de saison sèche.

Les maxima de saison humide, aux deux stations, peuvent être expliqués, comme l'a fait ANGOT, par les apports de sels nutritifs d'origine terrigène. On peut par contre se demander si le maximum de mai observé à la station du large n'est pas plutôt de même nature que celui observé à la même époque en baie d'Ampasindava (SOURINA, 1972) et qui, lui provient de la mise en circulation dans la zone euphotique, au moment de l'homogénéisation de la couche d'eau, de sels minéraux qui étaient accumulés au-dessus du fond; ici, il pourrait s'agir de la mise en circulation des sels accumulés dans le sédiment même. L'homogénéisation de la couche d'eau progressant, comme il a été vu précédemment, du large vers la côte à partir de mai, ce processus d'enrichissement de la

couche d'eau pourrait expliquer le maximum de saison fraîche observé à la station côtière.

2. MICRO-PHYTOBENTHOS

PLANTE-CUNY (1971) a trouvé qu'en baie d'Ambaro les vases sont généralement plus riches en individus que les sables. Cependant, d'après les derniers travaux de l'auteur (communication personnelle), les sables sont probablement plus productifs que les vases.

3. PLANTES VASCULAIRES PRODUISANT DES-DETRITUS MARINS

La source de détritus végétaux la plus importante est vraisemblablement la mangrove (Rhizophora mucronata, Cerriops candolleana, Brughiera gymnorhiza, Sonneratia alba, Carapa obovata, Avicennia marina) qui borde toute la côte de la baie d'Ambaro entre l'Ifasy et le Mont Ambato. KIENER (1965) évalue sa superficie à 14 000 hectares, ce qui représente environ le sixième de celle de la baie. Pour une mangrove de Floride, ODUM et HEALD (1975) citent une production de 8,8 tonnes de poids sec à l'hectare. Si on adopte ces chiffres, la mangrove de la baie d'Ambaro produirait, en poids sec 123 000 tonnes de détritus organiques par an, soit environ 50 000 tonnes de carbone.

Les sédiments riches en carbone sont ceux de la mangrove mais également, en mer, les vases, surtout celles de l'Est de la baie.

Cette source de nourriture a pour caractéristique d'être disponible tout au long de l'année puisque les feuilles de palé-

tuviers sont persistantes. Elle n'a malheureusement pas été étudiée dans la région de Nosy-Bé.

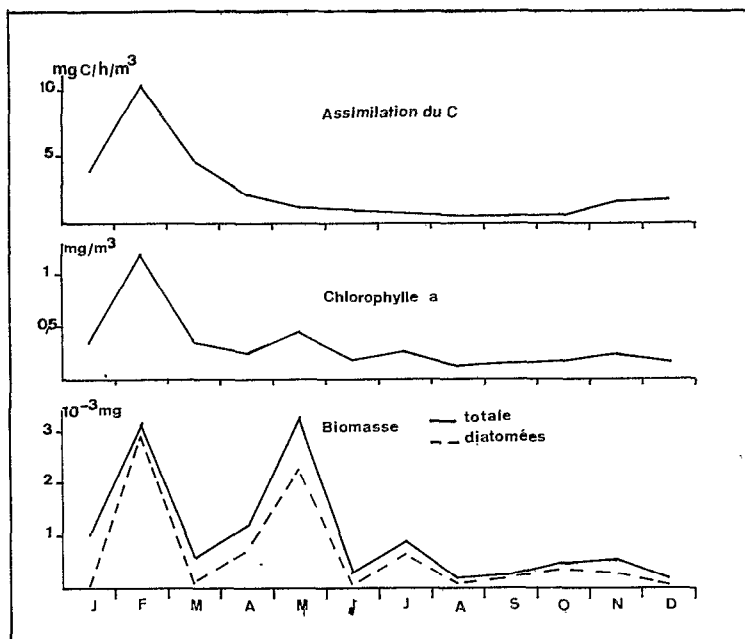


Fig. 20 - Variations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique, de la chlorophylle a et de l'assimilation du carbone à une station proche de la station 3b.

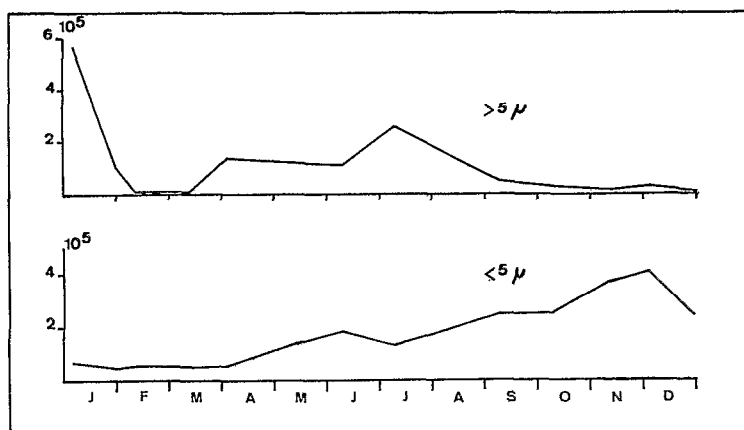


Fig. 21 - Variations saisonnières du nombre des cellules phytoplanctoniques à une station voisine de la station 3a (fig. 20 et 21 d'après ANGOT, 1968 et 1965).

BIOMASSE ET PRODUCTION SECONDAIRE

Dans la chaîne basée sur l'exploitation du phytoplancton, les animaux-clés sont les constituants du zooplancton phytophage d'abord, et, à un échelon supérieur, du zooplancton carnivore. Dans la chaîne qui tire son énergie du phytobenthos unicellulaire et des débris végétaux, les animaux-clés sont les détritivores et les filtreurs. Nous allons rapidement passer en revue nos connaissances sur ces deux catégories d'animaux.

1. ZOOPLANKTON

Le zooplancton de la baie d'Ambaro a fait l'objet de plusieurs études: BINET et DESSIER, 1967; BOUR et FRONTIER, 1974; FRONTIER, 1970, 1972, 1973b et c, 1975; LE RESTE, 1970; PETIT, 1973; PETIT et FRONTIER, 1971. Nous nous référons ici à l'étude de synthèse de FRONTIER, 1975.

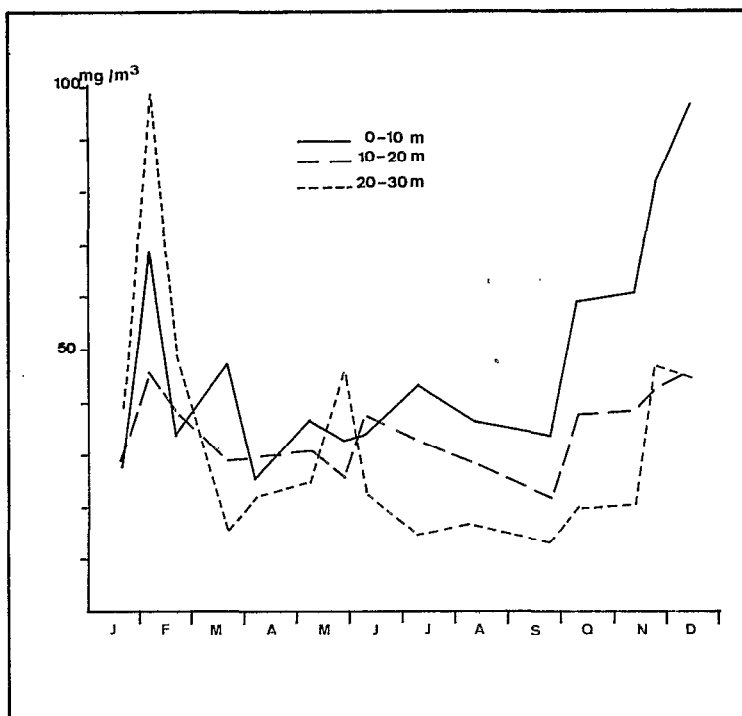


Fig. 22 - Densité de plancton au cours de 1969, en baie d'Ambaro (d'après PETIT et FRONTIER, 1971)

1.1. Variations saisonnières de la biomasse zooplanctonique en baie d'Ambaro

Dans la fig.22, p.47, sont représentées les variations saisonnières de la biomasse dans les zones 0-10 m, 10-20 m et > 30 m. La zone la plus côtière est généralement la plus riche. Dans les trois zones la biomasse zooplanctonique commence à augmenter à partir de fin septembre pour atteindre un maximum en décembre-janvier. Elle tend ensuite à diminuer et atteint une valeur minimale en avril. Après une période de léger enrichissement, qui est décalée du large vers la côte (mai dans la zone > 30 m,

juin dans la zone 10-30 m, juillet dans la zone 0-10 m), on observe un deuxième minimum de la biomasse en septembre.

Le développement de la biomasse en octobre précède les premières pluies d'un mois environ. Il est probablement dû au réchauffement de l'eau qui doit d'une part accélérer la dégradation des matières organiques du sédiment, d'autre part favoriser la reproduction des organismes zooplanctoniques. PETIT et FRONTIER (1974) relient la biomasse élevée de saison humide aux apports terrigènes. Le petit maximum de saison sèche est rattaché au processus d'homogénéisation de la couche d'eau. Au début de la saison sèche, l'homogénéisation verticale de la couche d'eau, progressant du large vers la côte, remet en circulation les sels nutritifs accumulés au niveau du sédiment, ce qui donne lieu au développement du phytoplancton, suivi de très près par celui du zooplancton.

1.2. Aspect dynamique de la production zooplanctonique

En saison des pluies, les apports terrigènes suscitent le développement du phytoplancton, bientôt suivi de celui du zooplancton qui est alors surtout constitué de petites espèces phytophages. L'apport d'eau douce provoque une dérive de surface vers le large, compensée par un contre-courant plus profond. Le courant de surface entraîne vers l'extérieur de la baie, et parfois jusqu'au delà du talus continental lors du maximum de stratification hydrologique, (mars) de nombreux éléments de ce peuplement. En contrepartie, des éléments peuplant normalement la partie externe du plateau continental pénètrent en petit nombre dans les baies en utilisant le contre-courant.

En début de saison des pluies (novembre-décembre) des

déséquilibres trophiques apparaissent: les populations semblent se développer trop rapidement, épuisant ainsi le milieu, ce qui provoque leur disparition; d'où un développement de la biomasse zooplanctonique en dents de scie. Les déséquilibres disparaissent lorsque, en milieu de saison humide, la circulation estuaire s'établit sur l'ensemble du plateau continental, entraînant vers le large une partie du peuplement vivant, réalisant ainsi une exploitation de ce dernier qui lui permet de maintenir un taux élevé de reproduction sans qu'apparaisse l'épuisement du milieu. A partir de mai, les apports fluviaux se tarissent et la circulation estuaire cesse. Cependant, il semble que l'écosystème ait alors atteint une stabilité qui lui permet de se maintenir par lui-même, probablement grâce à un cycle court des éléments, pendant la première partie de la saison sèche.

2. ZOOBENTHOS

Nous n'avons malheureusement aucune indication sur le meiobenthos. En revanche, quelques indications concernant le macrobenthos (animaux isolés par tamisage sur une maille de 2 mm) sont données par PLANTE (1971). Il note qu'en ce qui concerne l'endofaune:

- les vases terrigènes sont pauvres qualitativement et quantitativement; l'auteur les qualifie de désertiques. Il attribue cette pauvreté à la forte turbidité, aux fortes baisses de salinité, à la diminution de la concentration en oxygène au niveau du fond au moment des fortes pluies;
- les vases carbonatées de l'Ouest de la baie sont un peu plus riches en Invertébrés;

- - les sables du précontinent (partie médiane de la baie) sont les plus riches en macrobenthos.

Comme l'avaient noté DANIEL et al (1972), cette répartition étaye l'hypothèse de la nature endogène du carbone et de l'azote trouvés au centre et à l'Ouest de la baie. Elle montre aussi que les débris végétaux, dont les plus fortes concentrations sont trouvées à l'Est de la baie, semblent peu exploités par l'endofaune.

Deuxième Partie

ORIGINE DES DONNÉES ET MÉTHODES DE TRAITEMENT

ECHANTILLONNAGE

1. TECHNIQUES DE PRELEVEMENT ET STATIONS

1.1. Larves et postlarves récoltées en mer

Environ 1 400 récoltes ont été examinées pour la réalisation de ce travail. Les filets suivants ont été utilisés.

1) Le filet "Lucifer" (horizontal fermant), 0,70 m de diamètre d'ouverture, maille de 80 μ m (PETIT et al, 1969; PETIT et BOUR, 1971).

2) Le filet "Clarke-Bumpus" de 0,30 m de diamètre, maille de 80 μ m (PAQUETTE et al, 1961).

3) La "luge à plancton": il s'agit d'une luge métallique pouvant glisser sur le fond. Elle est inspirée de BEYER (1958) et HOLME (1964) et a été décrite par PETIT et BOUR (1971). Elle comporte une sole en fonte relevée à l'avant et supportant un bâti à l'intérieur duquel est tendu un filet à plancton de 800 μ m de maille. L'ouverture du filet est rectangulaire et mesure 50 x 40 cm. De manière à éviter l'engorgement, le bord inférieur du

cadre d'ouverture est situé à 50 cm au-dessus du plancher de la luge.

Les filets "Lucifer" et "Clarke-Bumpus" ont été respectivement mis au point et modifié par les zooplanctologistes du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé et notamment par PETIT et BOUR (1971), en vue d'une étude quantitative du zooplancton. Les performances du filet ont été étudiées de manière à pouvoir calculer les volumes d'eau filtrée. Les traits duraient généralement entre 3 et 5 minutes, car au-delà de 5 minutes le colmatage des mailles apparaît.

La luge à plancton a été utilisée dans des conditions moins rigoureuses puisque le filet n'était pas fermant. Néanmoins, à une station donnée, les traits sont comparables entre eux. On peut par ailleurs considérer que la contamination lors de la remontée était faible car d'une part le trait au niveau du fond était relativement long (10 minutes), d'autre part le bateau était immobile lors de la remontée: la colonne d'eau filtrée lors de la remontée était de 4 à 20 m selon la station alors que le trait au niveau du fond était de 600 m.

Trois séries d'échantillonnages ont été utilisées.

1) Un quadrillage réalisé le long de la côte nord-ouest de Madagascar, entre le cap St Sébastien et le cap St André (fig.23, p 55) en cinq semaines, en mars-avril 1970.; 300 stations ont été visitées. A chaque station, nous avons fait un trait horizontal de 5 minutes, à la profondeur de 3 m, avec un filet "Lucifer". Ce quadrillage était destiné à repérer et délimiter les zones de ponte.

2) 19 quadrillages effectués par BOUR, FRONTIER et PETIT, en un peu plus d'un an, en 1968-1969, en baie d'Ambaro. Lors de chaque quadrillage, 44 stations étaient occupées (fig.24, p.56).

A chaque station était réalisé un trait oblique fond-surface (ou un double trait lorsque la profondeur était trop faible) avec un "Clarke-Bumpus". Ce programme était destiné, en ce qui nous concerne, à étudier les variations spatio-temporelles des larves et postlarves planctoniques au cours d'un cycle annuel.

3) Les stations 3a et 3b (fig. 24, p. 56.) (respectivement 4 m et 20 m de fond) ont été occupées chaque mois pendant un an. Chaque fois, 10 traits de 10 minutes ont été réalisés, de jour et de nuit, à l'aide de la luge à plancton. Ce programme était destiné à suivre les variations saisonnières d'abondance des postlarves.

1.2. Postlarves et juvéniles récoltés dans l'estuaire

Nous avons utilisé un filet en tissus de moustiquaire (maille de 1 mm). Deux rectangles de tissus de 240 x 250 cm sont appliqués l'un sur l'autre et cousus bord à bord (fig. 25, p. 57) (pour la photo de ce filet, cf LE RESTE, 1970a). La partie antérieure non cousue (250 x 40 cm pour chaque rectangle) permet de former une sorte d'entonnoir. Tous les bords sont renforcés avec du galon. Lorsqu'il est en pêche, le filet grâce à la souplesse du tissu, s'enfle comme une poche.

Le filet est traîné à contre-courant par deux hommes. Trois séries d'échantillonnages ont été réalisées.

1) Prospection des estuaires entre le cap St Sébastien et le cap St André. En mars et avril 1970, 18 estuaires ont été prospectés (fig. 23, p. 55); 90 stations ont été occupées, soit en moyenne 5 stations par estuaire. Ce programme était destiné à repérer les zones servant de nurseries.

2) Entre octobre 1968 et septembre 1969 d'une part et décembre 1971 et mai 1973 d'autre part (donc pendant 2 ans 1/2 au total), dans l'estuaire de l'Ambazoana, 5 stations dont 2 comportant 3 sous-stations (fig.26, p.57) situées dans la zone où les post-larves et les juvéniles sont les plus abondants quelle que soit l'époque de l'année, ont été occupées tous les 15 jours (stations Ia, Ib, II, IIIa-b-c-, IVa-b-c).

3) En 1971-72, pendant un an, toutes les 6 semaines, 9 stations supplémentaires, numérotées de 1 à 9, ont été occupées, soit 18 en tout, réparties sur toute la zone influencée par la marée (entre l'embouchure et un point situé à environ 20 km en amont).

Les deux derniers programmes étaient destinés à déterminer la taille et les périodes de recrutement dans l'estuaire, la vitesse de croissance chez les jeunes crevettes, les variations saisonnières de la zonation des postlarves et juvéniles.

Au total, au cours de ces trois programmes, 700 échantillons ont été prélevés et étudiés.

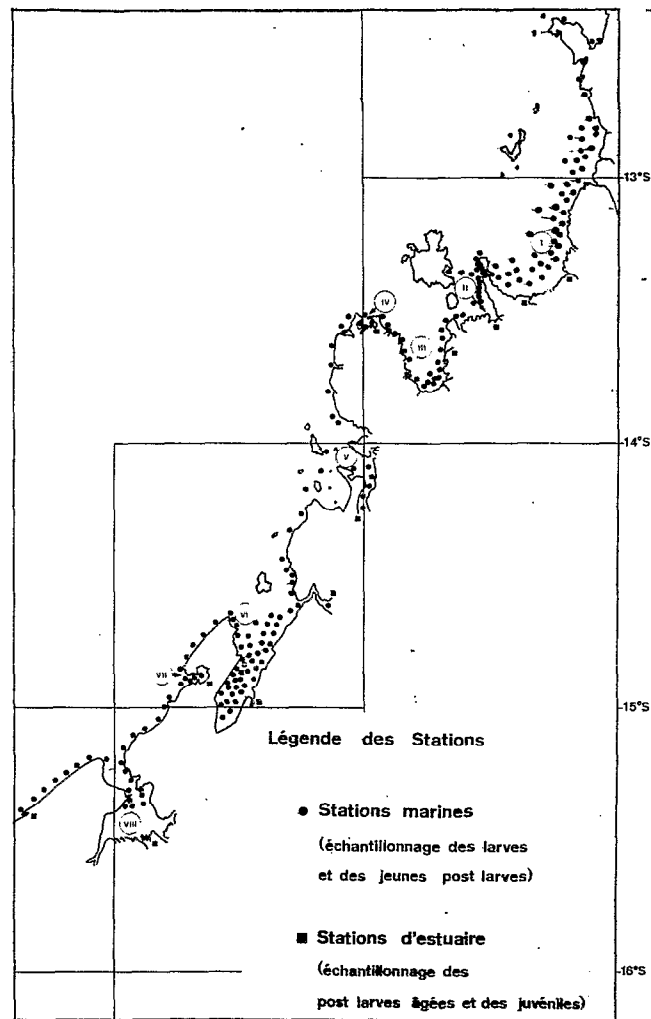
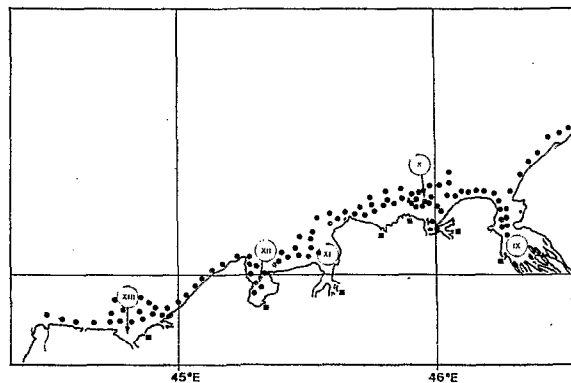
Les prélèvements étaient faits pendant la fin du reflux et le début du flux, sur une période de trois heures au maximum. En deçà et au-delà de cet intervalle de temps, le niveau de l'eau était trop haut et nous ne pouvions plus travailler avec le "filet moustiquaire".

Pendant le reflux, les crevettes qui étaient dans la mangrove sont entraînées dans les chenaux qui la drainent et vont se jeter dans la rivière. Nos stations étaient presque toutes situées au bord de la rivière. Cependant, aux stations III et IV, nous occupions trois sous-stations: l'une au bord de la rivière, une autre à l'entrée d'un chenal qui se jetait dans la rivière à ce niveau, la troisième à l'intérieur du chenal (sous-stations c, b, a); comme le chenal se vidait à marée basse, il arrivait que cette

Fig. 23 - Quadrillage de la côte nord-ouest
de Madagascar en mars-avril 1970...

...stations occupées entre le
cap St Sébastien et la
baie de Mahajamba.

... stations occupées entre la baie de Mahajamba
et le cap St André.



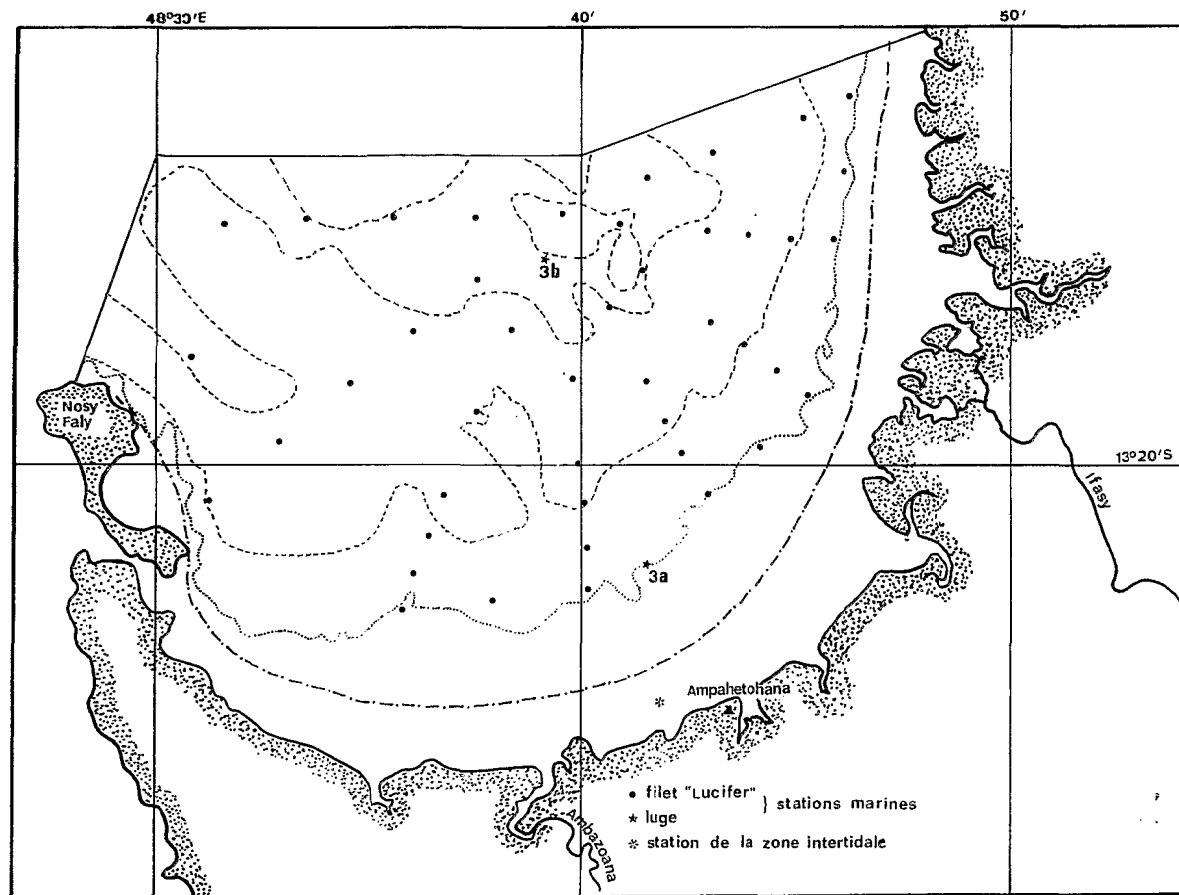


Fig. 24 - Stations de la baie d'Ambaro

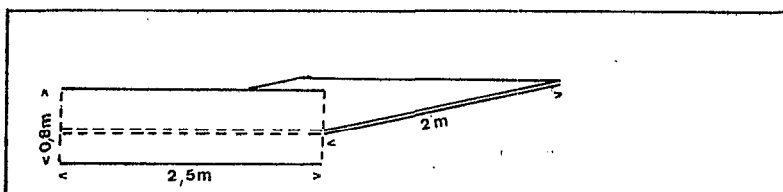


Fig. 25 - Schéma du filet en tissu moustiquaire utilisé dans l'estuaire

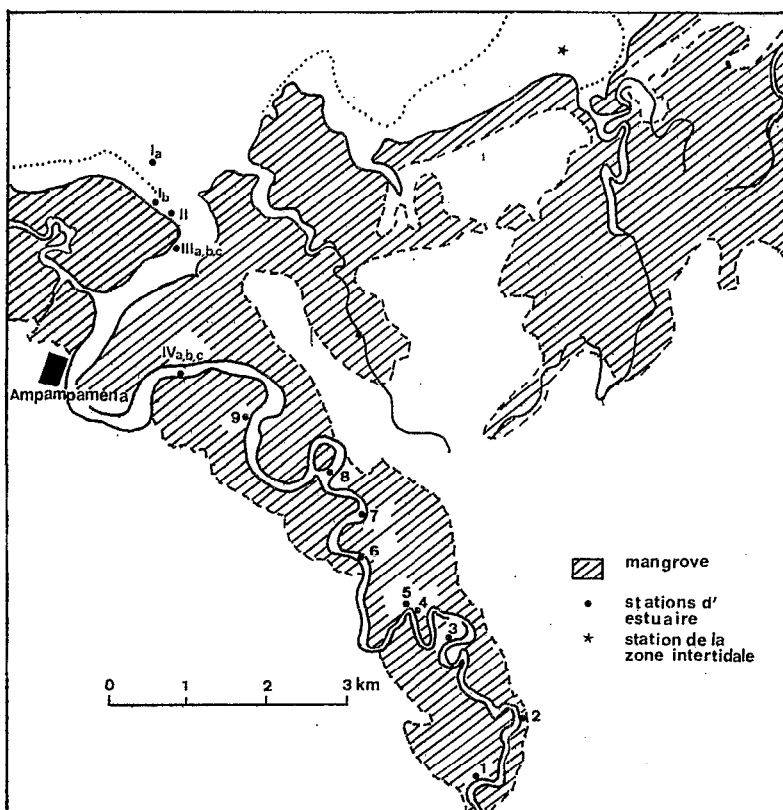


Fig. 26 - Stations dans l'estuaire de l'Ambazoana et dans la zone intertidale.

dernière sous-station ne puisse être occupée.

Les difficultés d'échantillonnage, l'hétérogénéité de la zone, le mouvement des populations au gré des marées font qu'une étude quantitative est pratiquement impossible. Nous avons simplement essayé, en opérant les prélèvements dans des conditions voisines, de rendre les échantillons comparables.

1.3. Juvéniles et subadultes dans la zone intertidale

Ce que nous appelons zone intertidale dans cette étude correspond en fait à la partie externe de la zone intertidale, celle qui n'est pas recouverte par la mangrove. C'est là qu'est localisée la pêche artisanale. Deux techniques de pêche sont utilisées:

- la pêche à la senne de plage; elle n'est pratiquée que depuis 1970, dans la région de Port St Louis.
- la pêche à l'aide de barrages côtiers ou "valakira"; elle est pratiquée depuis très longtemps, essentiellement en face du village d'Antsantrana et de la rivière Vavanambohinangy (fig.6, p.18).

Nous avons échantillonné les captures réalisées par un barrage côtier. Une description en a été faite par CROSNIER (1965) en ces termes: "En forme de V ouvert approximativement à 80°, ils ont des côtés de 150 à 300 m chacun, composés de poteaux fixes en bois de palétuvier distants d'environ 80 cm à 1 m et sur lesquels sont attachés des lattis de 1 à 1,50 m de hauteur. Ces lattis sont confectionnés avec des rachis de raphia ou des bambous éclatés, reliés entre eux par des ficelles torsadées". L'ouverture se trouve du côté de la côte. Les poissons et les crevettes entraînées par le jusant aboutissent à une chambre de capture située à la pointe du V. Dans le barrage où nous avons échantillonné, l'écar-

tement moyen entre deux baguettes était de 7,5 mm.

Ces barrages ne fonctionnent que 12 jours par mois environ, au moment des marées de vives eaux. Après chaque utilisation les lattis sont détachés des poteaux, roulés et ramenés au village où ils sont nettoyés et réparés.

Nous avons visité l'un de ces barrages (fig.24, p.56 et fig.26, p.57) tous les 15 jours pendant 9 mois (1). Chaque fois, deux échantillonnages étaient faits: un de jour et un de nuit (nous n'avons finalement pas noté de différences entre les captures de jour et de nuit).

Ce programme avait pour but de préciser les tailles et périodes de recrutement dans la zone intertidale et de permettre l'étude de la croissance chez les jeunes crevettes.

1.4. Adultes en mer

Nous appelons "mer", dans cette étude, la zone de chalutage; elle est située au-delà de l'isobathe 4 m.

Le chalut utilisé était un chalut à crevettes de 14 m de corde de dos: c'est le modèle A5 de LE DREZEN.

Une campagne de prospection le long des côtes nord-ouest et ouest de Madagascar avait déjà permis à CROSNIER (1965) de dresser une première carte des fonds de pêche. Les statistiques de pêche ont permis par la suite, pour la côte nord-ouest tout au moins, de compléter ces cartes (CHABANNE et PLANTE, 1971; MARCILLE 1972; MARCILLE et VEILLON, 1973; MARCILLE et STEQUERT, 1974; MARCILLE et al, 1975).

(1) Ce travail devait initialement être réalisé par des techniciens de la Division des Pêches de Madagascar, mais des difficultés étant intervenues dans son démarrage, nous l'avons finalement pris en charge; il a donc démarré tardivement et, le terme du programme ne pouvant être reculé, il n'a duré que 9 mois.

Nous avons réalisé 26 sorties en baie d'Ambaro, à raison d'une tous les 15 jours, entre décembre 1971 et janvier 1973. Au total, 363 traits de chalut ont été effectués. Chaque trait durait en principe une heure. Cependant, dans certains cas (abondance de crevettes, de méduses), la durée du trait a été raccourcie.

Lors de chaque sortie, nous avons réalisé une quinzaine de traits. Cependant, pendant les sorties où les crevettes étaient particulièrement abondantes, nous en avons réalisés moins. En revanche, quand il y en avait peu, nous avons multiplié les traits pour tenter d'obtenir un échantillonnage suffisant. Les traits ont été effectués sur des fonds de 3,5 à 15 m.

Ce programme était destiné à étudier la taille et les périodes de recrutement, la reproduction, la croissance chez les adultes.

2. VALIDITE DES TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE

Le problème est de savoir si les engins de pêche utilisés ne sont pas la cause de biais dans l'évaluation de la taille des crevettes.

La méthodologie mise au point par PETIT et al (1969) et PETIT et BOUR (1971) permet de considérer le "filet Lucifer" et le "Clarke Bumpus" comme des engins parfaitement adaptés à l'étude des larves de pénéides.

La luge à plancton était destinée à étudier les post-larves et éventuellement les juvéniles avant qu'ils ne pénètrent dans les estuaires. Si la maille était suffisante pour capturer les crevettes à partir de la première postlarve, on peut se demander, puisqu'aucun individu mesurant plus de 9 mm n'a été pêché, si l'étroitesse du cadre d'ouverture n'a pas favorisé un phénomène

d'évitement chez les postlarves âgées et les juvéniles. Il ne semble pas car nous avons capturé avec la luge des P. indicus retournés en mer et mesurant entre 10 et 14 cm; s'il y avait eu des juvéniles, nous les aurions donc capturés.

Le "filet moustiquaire" a une maille de 1 mm et il est donc capable d'échantillonner correctement les postlarves recrutées dans l'estuaire. Cependant, du fait qu'il a une faible ouverture et qu'il est trainé lentement (environ 1 km/heure), il est à craindre que les plus grands individus puissent l'éviter. Le problème est inverse pour le barrage côtier: les grands individus sont nécessairement capturés mais, puisque l'écartement moyen des baguettes est de 7,5 mm, beaucoup de juvéniles ne sont peut-être pas retenus. Pour éprouver la validité du "filet moustiquaire" et du barrage côtier comme engins d'échantillonnage, nous les avons utilisés simultanément dans la zone intertidale: parallèlement aux échantillonnages dans le barrage, nous avons effectué 70 coups de filet de 2 mn, au cours de 13 sorties, entre février et septembre 1969.

Dans la fig. 27, p. 62, nous avons porté, pour les deux séries d'échantillonnages, le nombre d'individus en fonction de la taille. Si on néglige les petites variations en dents de scie, on constate que la courbe correspondant à l'échantillonnage avec le barrage est unimodale alors que celle obtenue à partir du filet est bimodale. Le mode qui n'apparaît pas dans le premier cas ($L_C = 2$ mm) correspond à des postlarves qui s'apprêtent à pénétrer dans l'estuaire. Si on compare le deuxième mode, qui correspond aux crevettes ayant quitté l'estuaire, obtenu avec chacune des deux techniques, on s'aperçoit qu'il y a peu de différences. On peut en déduire que:

- le "filet moustiquaire" permet d'échantillonner convenablement les crevettes de toutes tailles; cela est probablement dû au

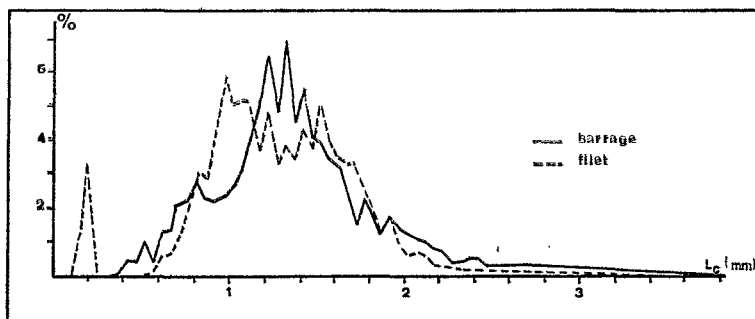


Fig. 27 - Pourcentage du nombre d'individus capturés en fonction de la taille, dans la zone intertidale, respectivement avec le "filet moustiquaire" et un barrage côtier.

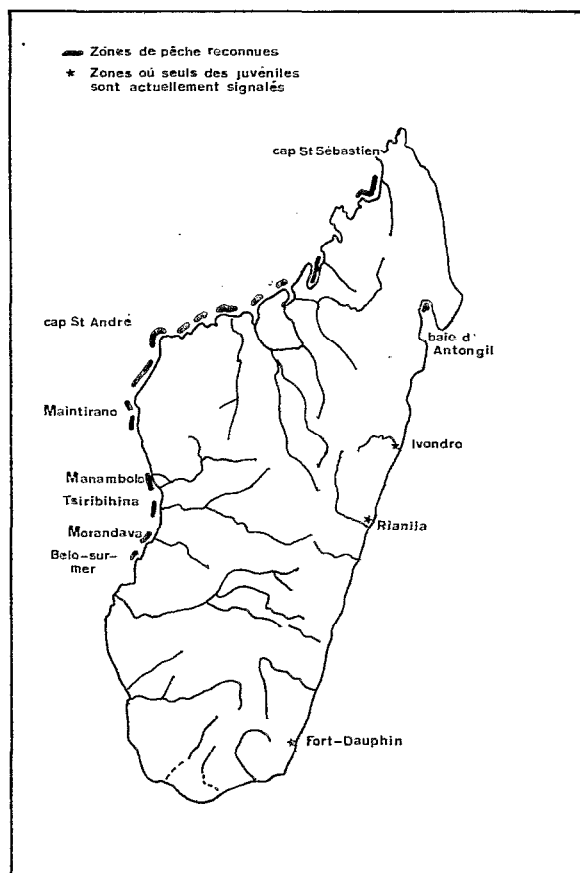


Fig. 28 - Zones de répartition de *P. indicus* à Madagascar (l'espèce n'est cependant pêchée, actuellement, qu'entre le cap St Sébastien et Maintirano).

fait que le filet est trainé à contre-courant, ce qui semble limiter considérablement les possibilités d'évitement.

- le barrage côtier échantillonne convenablement les crevettes qui ont quitté l'estuaire, mais non les postlarves qui s'apprêtent à y pénétrer.

Dans l'estuaire, nous avons utilisé le filet, et il apparaît donc que l'échantillonnage a été correct.

Dans la zone intertidale, le rendement avec le filet est faible et l'obtention d'un échantillon convenable nécessite de nombreux traits qu'il est matériellement difficile de réaliser. En effet, les crevettes sont réparties en bancs qu'il faut chercher; comme les traits doivent être réalisés dans très peu d'eau et que la mer se retire rapidement sur ces fonds pratiquement plats, il arrive qu'on se retrouve dans une zone à sec avant d'avoir capturé suffisamment de crevettes. C'est pourquoi nous avons retenu le barrage pour les échantillonnages dans cette zone, étant bien entendu qu'ils ne concernent que les crevettes ayant quitté l'estuaire et s'apprêtant à retourner en mer; ils peuvent alors être considérés comme corrects.

Avec le chalut, il est à craindre que les plus petites crevettes ne passent à travers les mailles. Avec le chalut, nous avons capturé des crevettes à partir de 9 cm. Or, avec la luge nous avons capturé des crevettes retournées en mer à partir de 10 cm. Si des crevettes mesurant moins de 9 cm n'ont pas été capturées avec le chalut, c'est donc qu'il n'y en a pas en mer. Chez une espèce voisine, Metapenaeus monoceros, où le recrutement en mer se fait à une taille plus petite que chez P. indicus, des crevettes de 9 cm sont capturées en très grande quantité, ce qui montre que le chalut est parfaitement capable de retenir des crevettes de cette taille. Il est donc vraisemblable que le biais du côté des petites tailles est peu important.

En conclusion, nous pouvons dire que les techniques de prélèvement utilisées pour échantillonner les crevettes dans les différents biotopes étaient relativement bien adaptées.

3. OPERATIONS EFFECTUEES SUR LES ECHANTILLONS

3.1. Sous-échantillonnage

Les échantillons planctoniques étaient triés en entier et tous les individus comptés. Il en a été de même pour ceux prélevés dans l'estuaire, à quelques exceptions près où le matériel était extrêmement abondant (plus de 1 000 individus environ). Au contraire, le matériel prélevé par le barrage côtier ou par le chalut a souvent été sous-échantillonné. Diverses techniques de sous-échantillonnage ont été utilisées:

- Postlarves capturées dans l'estuaire: le fractionnement était réalisé à l'aide d'une boîte de Motoda.
- Crevettes capturées par le chalut: le matériel ramené par le chalut forme sur le pont un tas qui est égalisé puis divisé en lots; le tirage des lots se fait au hasard.
- Crevettes capturées dans le barrage côtier: toutes les crevettes étaient achetées et, de retour au village, nous opérons comme dans le cas précédent. A trois ou quatre reprises, les captures étant trop importantes (plus de 25 kg), une part estimée de la pêche a été prélevée en différents endroits de la pirogue où le pêcheur déverse crevettes et poissons.

3.2. Conservation

Les larves et postlarves étaient conservées dans du formol

à 5%. Les crevettes plus grandes, lorsqu'elles étaient ramenées au laboratoire, étaient conservées dans du formol à 10-15%.

3.3. Mensurations

Nous avons toujours mesuré la carapace céphalo-thoracique, entre le bord du creux orbitaire et le bord dorsal-postérieur de la carapace. Selon la taille des animaux, les mensurations ont été faites à l'aide d'un micromètre oculaire, sous une loupe binoculaire, ou d'un pied à coulisse; dans les deux cas avec une précision de 1/10 mm.

Dans la littérature, les mensurations sont données sous deux formes: longueur totale ou longueur céphalothoracique. Pour faciliter d'éventuelles comparaisons, nous donnons simultanément toutes nos mensurations sous ces deux formes (L_c pour la longueur céphalothoracique et L pour la longueur totale).

Les larves et postlarves planctoniques étaient simplement classées en trois catégories: protozoés, mysis et postlarves.

MARQUAGES

Les techniques de marquage des crevettes sont très nombreuses; nous les passerons rapidement en revue avant d'examiner plus en détail la méthodologie dans notre cas.

1. TECHNIQUES DE MARQUAGE

La marque de Petersen (deux disques en plastique de 7,9 mm de diamètre, dont l'un numéroté, sont maintenus de chaque côté du corps à l'aide d'une épingle en nickel passée au travers du corps) a été d'abord utilisée: LINDNER et ANDERSON, 1956; Mc RAE, 1952; IVERSEN et IDYLL, 1960; IVERSEN et JONES, 1961; IVERSEN, 1962; KLIMA, 1963.

En 1955, MENZEL a marqué des crevettes avec un colorant biologique, le "fast green". DAWSON (1957) a testé plusieurs colorants biologiques et sélectionné le "fast green FCF", le "niagara sky blue 6B", le "trypan red" et le "trypan blue" qui étaient visibles pendant 100 jours. Au cours d'expériences en bassin, COSTELLO et ALLEN (1962) ont trouvé que le taux de survie était plus élevé chez des crevettes marquées avec du "fast green" que

chez celles marquées avec les disques de Petersen. Les colorants biologiques furent alors utilisés pour les expériences de marquage (KLIMA, 1963; ALLEN et COSTELLO, 1966; KUTKUN, 1966; KILPAT et BERRY, 1967; KLIMA, 1974).

L'inconvénient de cette dernière technique est que les crevettes ne peuvent être reconnues individuellement. Pour pallier en partie cet inconvénient, KLIMA (1965) a utilisé des pigments fluorescents, ce qui permet d'identifier différentes classes d'âge. NEAL (1969) utilise simultanément le colorant, qui permet de repérer la crevette, et une petite marque interne insérée dans la musculature qui permet ensuite de la reconnaître individuellement.

NEAL (1969) a préconisé l'utilisation de marques de Petersen modifiées; les disques sont plus petits (6,4 mm de diamètre) et l'épingle est en acier inoxydable. Cette marque a été utilisée en mer par GARCIA (1975). WELKER et al (1975), utilisent simultanément au cours d'une expérience en mer les disques de Petersen modifiés et la combinaison colorant biologique-marque interne ont obtenu un taux de recapture supérieur avec les disques; ils attribuent cela au fait que les disques sont plus facilement repérés que la coloration par les pêcheurs; par ailleurs, la croissance était pratiquement identique avec les deux types de marquage.

L'épingle en acier, dans le cas de la marque de Petersen, provoque une lésion qui est matérialisée aux niveaux d'entrée et de sortie de l'épingle par une tache noire due aux grains de mélanine. Cette tache noire ne disparaît pas avec le temps, ce qui tendrait à prouver que la blessure n'est jamais réellement cicatrisée, ceci étant imputé à la rigidité de l'épingle qui gêne en particulier les mouvements de flexion de la crevette. Par ailleurs, la fixation de la marque de Petersen est une opération assez

lente. Pour pallier l'un ou l'autre de ces inconvénients, ou les deux à la fois, d'autres marques ont été essayées.

La marque d'Atkin (l'épingle en acier est remplacée par un fil de nylon passé au travers du premier segment abdominal) a été utilisée en mer par RUELLO (1970). En laboratoire, PENN (1975) qui préconise de passer le fil entre le premier et le deuxième segment abdominal, a noté la disparition de la cicatrice noire après la première mue.

BEARDEN et Mc KENZIE (1972) ont utilisé une marque que DELL (1968) avait expérimentée sur les poissons. L'ensemble de la marque est en plastique et a été coulée dans un moule. La partie antérieure à la forme d'un "T". La marque ("anchor tag", marque ancrée) est fichée obliquement dans le corps de l'animal à l'aide d'un pistolet. Les marques sont contenues dans les chargeurs et le marquage est très rapide. BEARDEN et Mc KENZIE préconisent de fixer la marque entre le sixième segment abdominal et le telson. LUCAS et al (1972) ont comparé cette marque avec celle de Petersen et avec un colorant (bleu pontamine), en laboratoire, et conclu que la marque de Petersen convenait à la fois aux jeunes et aux adultes; quant au colorant, il n'était pas léthal, mais était peu visible. Les auteurs préconisaient donc la marque de Petersen pour le marquage en mer.

PENN (1975) a utilisé des marques ressemblant aux marques à ancre et fixées comme elles à l'aide d'un pistolet, mais elles sont plus courtes; par ailleurs, la marque est fixée perpendiculairement au corps de l'animal, entre le premier et le deuxième segment abdominal, et le filament en matière plastique (barre verticale du "T") traverse complètement le corps comme l'épingle dans le cas des marques de Petersen. L'auteur appelle cette marque "marque à cabillot" ("toggle tag"); elle provoquerait une lésion moins grave que la marque ancrée utilisée par BEARDEN et Mc KENZIE.

Toutes ces méthodes ont été préconisées pour le marquage des adultes ou, à la rigueur, des subadultes; mais elles ne peuvent être utilisées avec succès chez les juvéniles. D'autres méthodes ont été expérimentées pour le marquage de ces derniers.

WHEELER (1963) a plongé des postlarves dans différents colorants; au bout de quelques minutes le tube digestif et parfois le tissu abdominal sont teintés. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec le bleu Nil A et le rouge neutre: les crevettes marquées sont encore discernables de celles qui ne le sont pas au bout de 7 à 15 jours.

BENTON et LIGHTNER (1972) ont marqué des crevettes mesurant entre 50 et 80 mm avec des grains fluorescents projetés au moyen d'un pistolet à air comprimé; la mortalité est faible mais la rétention des grains diminue fortement quand la taille des crevettes diminue; au bout de 20 jours elle est de 100 % pour les crevettes de 8 cm, mais de 52 et 15 % seulement respectivement pour celles mesurant 6 et 4 cm.

Dans les deux cas, les marques sont trop peu visibles et le temps de maintien de la coloration est trop court pour qu'elles puissent être utilisées lors d'études de croissance ou de mortalité.

TIEWS (1967) a marqué en mer des Crangon vulgaris avec une marque en plastique maintenue par un fil d'argent entourant le corps au niveau de la séparation entre le céphalothorax et l'abdomen. Pour que la marque ne parte pas, il faut qu'elle soit suffisamment serrée. L'inconvénient n'est peut-être pas trop grave chez les adultes d'une espèce de petite taille vivant en eau froide chez lesquels les mues sont espacées et où la croissance au moment de la mue est faible; il le serait chez des pénéides tropicaux chez lesquels les mues sont rapprochées et la croissance au moment de la mue importante.

En conclusion, pour le marquage des adultes, il semblerait que ce soit la marque à cabillot ("toggle tag") expérimentée par PENN (1975) qui réunisse le plus d'avantages: moindre lésion, bonne visibilité, persistance, rapidité de fixation. Pour le marquage des jeunes crevettes (mesurant moins de 10 c m environ), aucune des marques expérimentées n'est satisfaisante.

2. METHODE UTILISEE

A l'époque où nous avons envisagé des expériences de marquage, nous n'étions pas au courant des travaux de PENN (1975) et n'avons donc pas envisagé l'utilisation de la marque à cabillot. Nous avons fait initialement deux expériences en mer: l'une avec des marques de Petersen modifiées, l'autre avec du "fast green". Au cours de la première expérience, 1 020 crevettes ont été marquées et 183 récupérées (entre le 13 janvier et le 31 mars). Au cours de la deuxième, 1 636 crevettes ont été marquées et 66 seulement récupérées; en outre, toutes les recaptures ont été faites la première semaine qui a suivi le marquage (entre le 27 janvier et le 1er février) (2). NEAL (communication personnelle) nous ayant par ailleurs recommandé l'utilisation des disques, nous avons donc opté pour cette méthode.

Cinq expérience de marquage (compte non tenu de celle avec le "fast green") ont été réalisées en baie d'Ambaro et deux autres respectivement en baie de Narendry et de Mahajamba.

(2) De meilleurs résultats auraient certainement été obtenus avec un autre colorant; en effet, au moment de la maturation des gonades, P. indicus prend une coloration verdâtre et la coloration verte des crevettes marquées était donc peu susceptible de capter l'attention des marins.

L'épingle était enfilée, comme le préconise NEAL (1969), entre le premier et le deuxième segment abdominal.

La stérilisation des épingles était obtenue par passage à l'étuve pendant une heure, à 120°C; des précautions étaient prises ensuite pour préserver la stérilisation.

Environ 3 heures après le marquage, les crevettes étaient relâchées au niveau du fond à l'aide d'une caisse lestée pouvant se renverser et s'ouvrir par action d'un messageur sur un déclencheur (système des filets à plancton fermant).

En baie d'Ambaro, la remise à l'eau des crevettes a toujours eu lieu dans la zone D (fig.29, p.83).

Les crevettes marquées ont été récupérées soit auprès des patrons de bateau, soit en usine. Chaque bateau était visité au retour de sa marée; les crevettes qui avaient échappé à l'attention des marins à bord étaient récupérées dans l'une des trois usines de traitement. Nous pensons que le nombre de marques perdues est infime. Ceci n'est vrai, cependant, que pour les marquages effectués en baie d'Ambaro. Pour ceux réalisés en baies de Narendry et de Mahajamba, exploitées par des chalutiers basés à Majunga, le nombre de marques perdues a dû être important. Les résultats obtenus, quant au nombre de crevettes recapturées, sont présentés dans le tableau 1.

N° des expériences	Lieu de marquage	Date de marquage	Crevettes marquées	Crevettes récupérées
1	Baie d'Ambaro	12- 1-72	1020	183
2	"	8- 2-72	623	177
3	"	1- 3-72	942	52
4	"	22-12-72	1347	193
5	"	4- 1-73	1054	248
6	Baie de Narendry	29- 3-72	760	87
7	Baie de Mahajamba	30- 3-72	621	10

Tableau 1. Quelques informations concernant les marquages.

STATISTIQUES DE PÊCHE

1. PECHERIE ARTISANALE

Entre 1965 et 1974 nous avons enregistré les achats quotidiens de toutes les sociétés qui collectaient des crevettes dans les villages côtiers, entre Nosy-Faly et Port-St Louis.

2. PECHERIE INDUSTRIELLE

Nous avons pu nous référer aux comptes-rendus effectués à partir des statistiques de pêche collectées depuis le début de la pêcherie en 1966: CHABANNE et PLANTE, 1971; MARCILLE, 1972; MARCILLE et VEILLON, 1973; MARCILLE et STEQUERT, 1974; MARCILLE, STEQUERT et LE RESTE, 1975.

TRANSFORMATION DES DONNÉES

Pour les stades jeunes, les effectifs trouvés lors de l'échantillonnage n'ont pas toujours été utilisés tels quels. Nous allons étudier, pour chaque type d'échantillonnage, les problèmes posés et les solutions adoptées.

1. LARVES ET POSTLARVES PLANCTONIQUES

Nous avons bénéficié des études de méthodologie effectuées par les zooplanctologues du Centre O.R.S.T.O.M.

Le calcul du volume d'eau filtré lors de chaque prélèvement a été fait en tenant compte des résultats de PETIT et BOUR (1971).

Dans son étude statistique de la dispersion du zooplancton à laquelle nous nous référons dans ce travail, FRONTIER (1971) ramène les effectifs trouvés à un volume d'eau de 10 m^3 . Nous avons préféré ramener nos effectifs à une unité de surface. En effet, la répartition des larves dépend non seulement des préférences écologiques de ces dernières et des aléas de la dispersion par les

courants, mais encore et avant tout de la répartition des femelles qui ont pondu les oeufs. Or, les adultes sont essentiellement benthiques; ramener les effectifs à un volume d'eau aurait donc conduit à une surestimation de la ponte en zone peu profonde et à une sous estimation en zone profonde. Pour que les résultats de FRONTIER restent utilisables pour le traitement de nos données, nous avons ramené nos effectifs à une surface de 1 m^2 , donc à 10 m^3 quand la profondeur est de 10 m (la profondeur moyenne de la baie d'Ambaro est de 12,2 m et celle de nos stations lors du quadrillage de la côte nord-ouest de 11, 1 m). A chaque station, nous avons donc multiplié le nombre de larves trouvées dans un mètre cube d'eau par la profondeur.

Afin de normaliser les distributions statistiques des effectifs des larves et des postlarves, nous avons appliqué les transformations proposées par FRONTIER (1971): $\frac{\sqrt{N}}{3}$ quand $N < 9$ et $\log^2 (N+1)$ quand $N \geq 10$ (3).

Pour la présentation des résultats, nous avons groupé les valeurs en classes suivantes (FRONTIER, 1971) (4).

(3) La distribution des petits effectifs est assimilée à une distribution de POISSON et celle des grands effectifs à une distribution log normale.

(4) FRONTIER a réalisé une opération "carré magique" en baie d'Ambaro: 16 stations étaient dispersées en 4 carrés de 1 mille de côté, eux-mêmes situés aux sommets d'un carré de 7 milles de côté. A chaque station ont été réalisées 4 récoltes consécutives par traits obliques fond-surface; 64 récoltes ont ainsi été faites en 10 heures 35 minutes. L'auteur trouve que les quantités $\log^2(x+1)$ sont distribuées à peu près gaussiennement avec une variance commune des écarts à la moyenne locale égale à $\sigma^2 = 0,7026$, d'où $\sigma = 0,8382$, donnant un intervalle de confiance (au seuil 5%) d'amplitude $2 \times 1,96 \sigma$, soit 3,2857. Ces intervalles, comptés à partir de 0, fournissent une progression arithmétique dans les valeurs $\log^2(x+1)$ et, par transformation inverse, une progression dans les x . L'auteur adjoint des valeurs intermédiaires correspondant à des intervalles d'amplitude $1,96 \sigma$ dans les \log^2 .

Valeurs transformées	Effectif	Effectif correspondant à la moyenne dans l'échelle des \log^2
0, -0,33	0- 1	0
0,34-1,64	1- 17	6
1,65-3,29	17- 63	36
3,30-4,93	63-164	105
4,94-6,57	165-363	249

Cette échelle d'abondance a permis de tracer, d'une part le long de la côte nord-ouest, d'autre part en baie d'Ambaro à chaque date, des cartes d'abondance. La méthode utilisée pour tracer les isoplètes a été décrite par FRONTIER (1972). Les isoplètes relient, de la façon la moins heurtée possible, les points d'égale abondance obtenus, après transformation, par interpolation linéaire entre les stations.

Ces isoplètes délimitent des zones dont on caractérise l'abondance moyenne par l'effectif correspondant à la moyenne arithmétique entre les deux valeurs limites dans l'échelle des \log^2 . On peut calculer ainsi l'abondance dans chaque zone et, par sommation, l'abondance totale.

2. POSTLARVES ET JUVENILES DANS L'ESTUAIRE

Le but, ici, n'était pas d'obtenir des valeurs absolues d'abondance, ce qui, en supposant que cela soit réalisable, aurait nécessité une étude méthodologique qui était hors de nos moyens. Il était, plus simplement, d'obtenir des résultats qui puissent être comparés les uns aux autres dans le temps et dans l'espace. Il faut pour cela limiter la variation résiduelle qui résulte de la surdispersion des crevettes. Comme précédemment, la normalisation est obtenue en prenant $\frac{\sqrt{N}}{3}$ ou $\log^2(N+1)$ selon l'importance de l'effectif de chaque trait. A chaque date, l'effectif moyen par

trait correspond, après transformation inverse, à la moyenne des valeurs transformées.

Troisième Partie

RÉSULTATS

RÉPARTITION DES *PENAEUS INDICUS*

D'après MOHAMED (1969) l'espèce a été signalée pratiquement sur tout le pourtour de l'océan Indien excepté le long des côtes désertiques ou semi-désertiques qui le bordent au Nord-ouest entre le Sud de la Somalie et le Pakistan.

P. indicus est pêché commercialement aux Indes, au Pakistan, au Sri Lanka, à Singapour, en Malaisie, au Kenya, en Tanzanie, au Mozambique, à Madagascar. Il semble, en première approximation, que l'on puisse assimiler la zone d'extension de Penaeus indicus à la zone d'extension des mangroves.

1. RÉPARTITION DES ADULTES ET DES SUBADULTES A MADAGASCAR

A Madagascar, P. indicus est trouvé le long de plusieurs portions de côtes, tout autour de l'île (fig. 28, p.62). Sur les côtes n-o et ouest des populations adultes sont trouvées entre le cap St Sébastien au Nord et Morambe au Sud. Sur la côte Est, les adultes ont seulement été trouvés en baie d'Antongil (MARCILLE, 1973). Des adultes doivent cependant exister plus au Sud car des jeunes de P.inducus sont pêchés dans les

lagunes de la côte est, notamment au niveau des estuaires de l'Ivondro et du Rianila (MOULHERAT et VINCKE, 1968). Des jeunes de P. indicus sont également pêchés en lagune au niveau de Fort-Dauphin, ce qui indique la présence d'une population adulte en mer.

Jusqu'à présent, les adultes sont exploités seulement le long de la côte nord-ouest et entre le cap-St-André et Maintirano sur la côte ouest, cela pour différentes raisons : rendements intéressants, petite distance à franchir pour passer d'un fond de pêche à l'autre, présence d'abris naturels.

La pêche artisanale est pratiquée, semble-t-il, partout où il y a des crevettes mais d'une manière intensive seulement au Nord de Madagascar, entre Port St Louis et Nosy-Faly.

Nous allons étudier d'une manière plus détaillée la répartition des populations de P. indicus dans les zones où les adultes sont exploités, c'est-à-dire principalement le long de la côte nord-ouest.

CROSNIER (1965), au terme d'une campagne de prospection entre le cap St Sébastien et l'estuaire de la Tsiribihina, a présenté les cartes des zones susceptibles d'être exploitées. Le développement ultérieur de la pêche au chalut a confirmé pour l'essentiel ses résultats. Actuellement, comme nous l'avons dit, la pêche au chalut n'est pas pratiquée au Sud du Maintirano.

Du fait que les premiers travaux avaient fait soupçonner l'existence de stocks plus ou moins indépendants les uns des autres, MARCILLE (1972), s'inspirant des résultats de CHABANNE et PLANTE (1971), a divisé la côte en huit zones numérotées de 1 à 8 (fig. 29, p.83)

Dans la zone 1, Penaeus indicus est pêché principalement dans quatre secteurs désignés respectivement par les lettres E, D, C, B : au niveau de Port St Louis, à l'Est et à l'Ouest de la baie d'Ambaro, en baie de Tsimipaika. Dans la zone 2

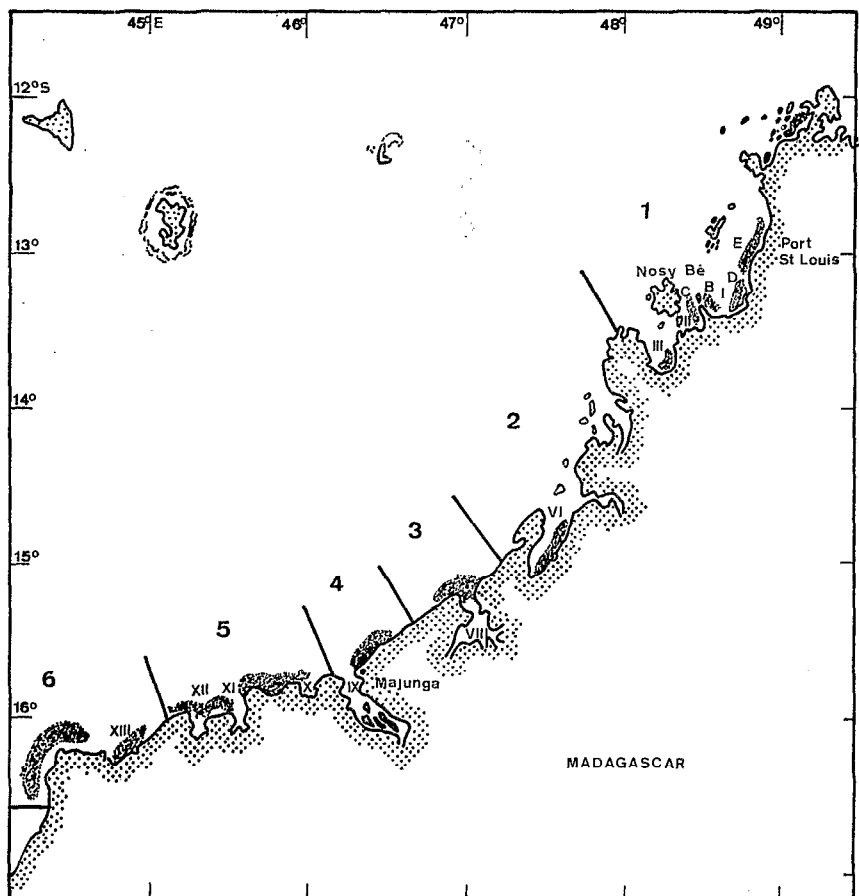


Fig. 29 - Zones de pêche crevettières le long de la côte nord-ouest de Madagascar (d'après MARCILLE, 1972). Les chiffres arabes désignent les zones de pêche, les lettres désignent les aires de pêche dans la zone 1, les chiffres romains désignent les baies (cf. fig. 2).

il y a une seule aire de pêche, le long de la côte est de la baie de Narendry. Dans la zone 3, Penaeus indicus est pêché à l'intérieur et à l'entrée de la baie de la Mahajamba. Dans la zone 4, la zone de pêche est située au Nord-Est de Majunga. Dans la zone 5, on note deux aires de pêche, respectivement en face de l'estuaire de la Mahavavy et dans les baies de la Marambitsy et de Baly. Dans la zone 6, on note également deux aires de pêche, la première en face d'Antalihy, la deuxième au niveau du cap St André. Dans la zone 7, qui correspond à la région de Besalampy, sur la côte ouest, on note une longue aire de pêche. Enfin, dans la zone 8, deux petites aires de pêche sont observées, un peu au Nord de Maintirano.

Plus au Sud, d'autres aires de pêche ont été reconnues mais ne sont pratiquement pas exploitées. D'après MARCILLE (1972) de bons rendements pourraient être obtenus dans les zones suivantes : cap Kimby (embouchure du Manambolo), Belo-sur-Tsiribihina (embouchure de la Tsiribihina), Morandava (embouchure de la Morandava), Belo-sur-mer.

Les crevettes peuvent-elles passer d'une aire de pêche à l'autre ? Nous n'avons pu étudier ce problème pour toutes les zones et l'avons fait seulement pour les trois premières en utilisant la technique des marquages.

Dans la zone 1, nous avons marqué à plusieurs reprises des crevettes dans la partie est de la baie d'Ambaro. Les résultats des expériences 4 et 5 (fig. 30, p. 86) sont les plus significatifs car les crevettes ont été marquées pendant la période de fermeture de la pêcherie et ont eu ainsi le temps de se disséminer. On constate que les crevettes ont été recapturées à l'Ouest de la baie et en baie de Tsimipaika.

Dans la zone 2, les crevettes ont été marquées en baie de Narendry; les crevettes récupérées l'ont été dans la baie.

De même, dans la zone 3, lors de l'expérience effectuée en baie de Mahajamba, toutes les recaptures ont eu lieu sur place. Il semble donc que les migrations que peuvent effectuer les adultes de P. indicus sont de faible amplitude.

Les captures de P. indicus dans les différentes zones, en 1974, ont été calculées d'après les données de MARCILLE et al (1975) et sont présentées dans le tableau 2.

Zone	Captures dans la pêch. industrielle	Captures dans la pêch. artisanale*	Captures totales
1	983 tonnes	222 tonnes	1 205 tonnes
2	582 "		582 "
3	192 "		192 "
4	154 "		154 "
5	491 "		491 "
6	694 "		694 "
7	446		446 "

Tableau 2. Captures de P. indicus dans les différentes zones, en 1974 (calculées d'après les données de MARCILLE et al, 1975).
*Les crevettes commercialisées sur les marchés locaux, qui représentent un faible tonnage, ne sont pas prises en compte.

Quels sont les facteurs qui conditionnent la répartition des populations adultes ? Nous répondrons d'une manière plus précise à cette question lorsque nous étudierons une population bien déterminée et ne pouvons indiquer ici que la nature des facteurs.

CROSNIER (1965) a noté que P. indicus est pêché sur les fonds vaseux. Sur la côte nord-ouest ce sont presque toujours des vases grises alors que sur la côte ouest ce sont des vases brunes. L'auteur notait également que l'espèce est presque toujours pêchée sur des fonds inférieurs à 10 m. Comme on peut le constater en confrontant les fig. 29, p. 83 et 5, p. 14, les zones de

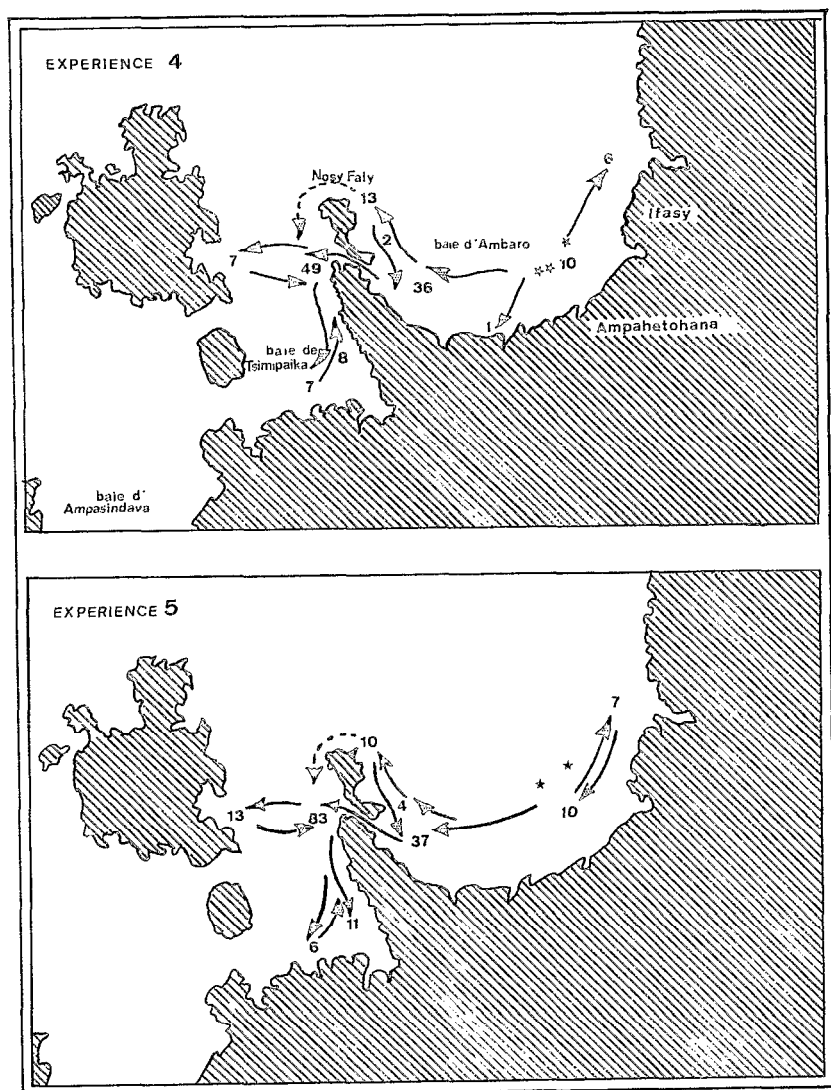


Fig. 30 - Emplacement des marquages (*) et des recaptures (o) lors des expériences 4 et 5.

répartition de P. indicus correspondent le plus souvent à des zones dessalées, tout-au moins en saison humide. Néanmoins, la dessalure va de pair avec un certain nombre de caractéristiques de l'environnement: fonds vaseux, turbidité, apports trophiques importants liés en particulier à la présence de mangroves, proximité de zones favorables à la croissance des jeunes; aussi est-il difficile de faire la part de la seule salinité. Deux faits permettent cependant de pousser un peu plus loin l'analyse. D'une part, en baie de Tsimipaika et dans la région du cap St André, zones riches en crevettes, on n'observe pas de dessalure superficielle; d'autre part, en baie d'Ampasindava, où la dessalure est identique à celle de la baie d'Ambaro, mais où la profondeur est importante, il n'y a pratiquement pas de P. indicus. Cela incite à penser que, dans les conditions de salinité moyenne observables le long de la côte nord-ouest de Madagascar, la salinité est un facteur de répartition secondaire.

En conclusion, la répartition des adultes semble être liée principalement à la présence en mer de fonds vaseux inférieurs à 10 m. Il est évidemment nécessaire également que la nourriture soit abondante et il serait intéressant, à ce sujet, de connaître la nature de l'enrichissement trophique en baie de Tsimipaika et dans la région du cap St André.

2. REPARTITION DES POPULATIONS DE LARVES ET DE JUVENILES

Nous avons cherché à délimiter, d'après l'abondance des larves dans le plancton, la ou les zones de ponte de P. indicus le long de la côte nord-ouest. Le problème était de savoir, si à chacune des zones de pêche, correspond une zone de ponte ou si, au contraire, il existe une ou un petit nombre de zones privilégiées

servant de frayères pour plusieurs populations.

300 stations ont été occupées en mars-avril, quand les larves sont abondantes. Pour le choix des stations, il a été tenu compte de la répartition des adultes. Nous avons établi une ligne continue de stations le long de la côte en suivant l'isobathe 5 m; en outre, dans les zones de chalutage, nous en avons établies le long des isobathes 10 et 20 m.

Durant la même période, nous avons visité 18 estuaires, répartis tout le long de la côte nord-ouest, pour tenter de recenser les nurseries.

2.1. Méthodologie

La méthodologie a été présentée dans la deuxième partie de ce travail. Nous soulignerons simplement ici les difficultés inhérentes à la détermination des larves de Penaeus.

Même au niveau du genre, nous n'avons pas été en mesure de reconnaître les larves appartenant aux stades nauplius et métanauplius; nous n'avons donc pas tenu compte de ces deux stades.

Les stades protozoé et mysis du genre Penaeus sont facilement discernables de ceux des autres genres. Il nous a par contre été impossible de pousser cette identification jusqu'au niveau de l'espèce. COURTIES (1976), qui a comparé les protozoé 1 de P. indicus et P. semisulcatus obtenues en laboratoire, n'a d'ailleurs remarqué aucune différence morphologique entre les deux espèces à ce stade; la taille seule pourrait permettre de les distinguer, la protozoé de P. semisulcatus étant un peu plus grande que celle de P. indicus.

Quatre espèces appartenant au genre Penaeus sont présentes dans la zone côtière: P. indicus, P. semisulcatus, P. monodon et

P. japonicus. A l'époque où nous avons fait cette étude, le stock était exploité uniquement de jour, et la prépondérance de P. indicus était telle au sein des captures (95 à 100 % d'après CHABANNE et PLANTE, 1971) que nous avons sans hésitation assimilé toutes les larves de Penaeus à des larves de P. indicus. Cependant par la suite le stock de nuit, où la part de P. semisulcatus et de Meta-penaeus monoceros est plus importante que dans le stock de jour, a été exploité de plus en plus intensivement. Ces deux espèces ont fourni un maximum de 1 480 tonnes en 1973 (MARCILLE et STEQUERT, 1974) et un peu moins de 1 335 tonnes en 1974 (MARCILLE et al, 1975); on peut donc supposer que l'exploitation du stock de nuit a atteint un plafond. Durant ces deux années, la part de P. indicus au sein du genre Penaeus a atteint 86 %. Nous considérerons que cette part nous autorise toujours, sans grande erreur, à considérer le stock de Penaeus comme monospécifique.

La détermination des postlarves et des stades plus âgés trouvés dans les estuaires n'a posé aucun problème.

2.2. Résultats

La répartition des larves en mer et le nombre moyen de jeunes crevettes capturées par trait dans les estuaires sont présentés dans la fig.31, p.96 à 98.

Dans l'exposé qui suit, la numération décimale concerne les zones de pêche et celle en chiffres romains les différentes baies (cf fig.2, p.11).

Dans la zone 1 les concentrations larvaires sont notées dans toutes les aires de pêche: au Nord de Port-St Louis, à l'Est et à l'Ouest de la baie d'Anbarô (I), en baie de Tsimipaika (II). On trouve également, en dehors des zones de pêche, de minuscules

zones de concentration larvaire, au débouché de petits cours d'eau; c'est le cas par exemple en baie d'Ambavatoby (IV). Nous avons trouvé des jeunes dans tous les estuaires visités, excepté dans celui du Sambirano: respectivement 100 et 60 par trait dans les rivières Vavanambohinangy et Ambazoana qui se jettent toutes deux en baie d'Ambaro (I), 430 dans la rivière Andrahibo qui se jette dans la baie de Tsimipaika (II), 16 dans le petit cours d'eau qui se jette dans la baie d'Ambavatoby (IV). L'absence de jeunes dans le Sambirano s'explique par le fait qu'il n'y a pas de population adulte dans la baie d'Ampasindava (III) mais également par le fait qu'il n'y a pas d'estuaire: le fleuve a une pente très forte et n'est pas remonté par le flot à marée haute; il n'y a donc pas de zone d'eau saumâtre et pas de mangrove.

Dans la zone 2 une importante concentration larvaire correspond à l'aire de pêche de la baie de Marendry (VI). Des larves ont également été trouvées au Nord de la rivière Loza et à l'entrée de la baie de Moramba (VII). Des jeunes ont été trouvés en grand nombre dans les estuaires, à proximité de ces trois zones de ponte: 40 par trait dans la rivière Loza, 589 dans la rivière Marendry, 584 dans un petit cours d'eau qui se jette dans la baie de Moramba.

Dans la zone 3 nous avons trouvé seulement quelques larves à la sortie sud de la baie de Mahajamba (VIII); nous n'avons cependant pas échantillonné à l'intérieur de la baie, dans une zone où sont pêchés des adultes. Nous avons capturé 209 jeunes par trait dans l'estuaire d'une rivière se jetant au fond de la baie.

Dans la zone 4 nous avons trouvé des larves dans toute l'aire où sont pêchés des adultes, entre la rivière Antsena et Majunga; il existe cependant deux maxima, l'un au Nord de la rivière Antsena, l'autre au Nord-Est de Majunga. Nous avons trouvé un grand nombre de jeunes (1210 par trait) dans la rivière Antsena,

mais très peu (7 par trait) dans un chenal de mangrove se jetant dans la baie de Bombetoka (IX). Dans ce dernier cas il faut noter que l'estuaire de la Betsiboka est vaste et qu'une faible densité de jeunes n'exclut peut-être pas une population abondante; ce nombre apparaît néanmoins très faible et nous pensons, qu'à cette époque de l'année tout au moins, en raison de la très forte dessalure, l'estuaire n'abrite pas de nurserie en amont de notre station.

Dans la zone 5 nous avons trouvé trois zones de concentration larvaire:

- en face de la baie de Boina (X): cette zone présente elle-même deux points de concentration maximale;
- de Nosy Makamby au cap Tanjoana;
- en baie de Marambitsy (XI): cette aire se prolonge par une aire moins riche en baie de Baly (XII).

Dans cette zone il est possible que, l'échantillonnage ayant été insuffisant, les deux premières aires se rejoignent au Nord de Nosy Makamby; elles correspondent à la première aire de pêche signalée dans la zone 5. La troisième concentration larvaire correspond à la deuxième aire de pêche. Des juvéniles ont été trouvés dans tous les estuaires visités: 402 par trait dans la rivière Androhibe qui se jette en baie de Boina, 220 dans la rivière Andamoty, 41 dans la rivière Mahavavy; ces trois estuaires sont probablement alimentés par les postlarves provenant des deux premières aires de ponte. Respectivement 318 et 39 jeunes par trait ont été trouvés dans les rivières Marambitsy et Mavo qui se jettent dans les baies de Marambitsy et de Baly et reçoivent probablement les postlarves provenant de la troisième aire de ponte.

Dans la zone 6 nous avons seulement trouvé une petite concentration larvaire en baie d'Antalihy et quelques larves au niveau du cap St André. Néanmoins nous avons trouvé un grand nombre

de jeunes (519 par trait) dans la rivière Andranofongy qui se jette en baie d'Antalihy.

2.3. Conclusion

En conclusion, la répartition des principales zones de ponte, le long de la côte nord-ouest de Madagascar, est la suivante:

- Zone 1: au niveau de Port St Louis, à l'Est et à l'Ouest de la baie d'Ambaro, en baie de Tsimipaika;
- Zone 2: en baie de Narendry;
- Zone 3: à l'entrée ouest de la baie de Mahajamba;
- Zone 4: au Nord-Est de Majunga;
- Zone 5: en baie de Boina et en face de l'estuaire de la Mahavavy d'une part, ces deux zones se rejoignant probablement au Nord de Nosy Makamby, en baies de Marambitsy et de Baly d'autre part;
- Zone 6: en baie d'Antalihy.

Ainsi, géographiquement, sauf dans la zone 6, la répartition des aires de ponte correspond étroitement à celle des aires de répartition des adultes. Dans la zone 6 nous n'avons pratiquement pas trouvé de larves au niveau du cap St André alors que les adultes y sont abondants. Notre échantillonnage ayant été très ponctuel aussi bien dans le temps que dans l'espace, il est possible que nous soyons passé à côté d'une période de ponte ou d'une aire de ponte. On ne peut cependant écarter l'hypothèse d'une faible reproduction dans cette zone. En effet, CHABANNE et PLANTE (1972), étudiant les variations de pourcentage de femelles mûres le long de la côte nord-ouest et de la côte ouest jusqu'à Morandava, ont observé dans toutes les zones situées au Nord du cap St

André des pourcentages moyens généralement supérieurs à 15 % alors qu'au niveau du cap St André et dans les zones situées plus au Sud le pourcentage devient inférieur à 5 %. Les auteurs concluent qu'à partir du cap St André les conditions pourraient être moins favorables à la reproduction. Il convient cependant de noter qu'à l'époque des observations de CHABANNE et PLANTE les chalutiers ne travaillaient pas exactement à la même saison au Nord et au Sud du cap St André; ils descendaient généralement vers le Sud quand les rendements devenaient faibles au Nord. Or, comme nous le verrons, le pourcentage de femelles mûres varie saisonnièrement. Les pourcentages moyens de femelles mûres trouvés au Nord et à partir du cap St André ne sont donc pas vraiment comparables. Ainsi le problème de la ponte dans la région du cap St André reste posé. Si les conditions y sont défavorables à la reproduction, il faudrait admettre que l'importante population adulte qui y est trouvée est recrutée, au moins en partie, à partir d'une autre aire, la baie d'Antaliya par exemple.

Bathymétriquement, la répartition des larves n'est pas tout-à-fait la même que celle des adultes. Alors que les adultes sont généralement pêchés en deçà de l'isobathe 10 m, les larves, aussi bien les protozoés que les mysis, ont été trouvées en plus grande abondance sur les fonds 10-20 m. Les résultats obtenus en baie d'Ambaro, qui seront analysés ultérieurement, n'indiquent pas de migration des femelles ayant atteint la taille de reproduction au-delà de l'isobathe 10 m. Il est donc vraisemblable, puisque les échantillons ont été prélevés dans la zone subsuperficielle (3m) pendant la saison humide et que les zones de ponte sont généralement situées dans les régions où les apports d'eau douce sont importants, que les larves ont été entraînées vers le large par le courant de surface.

Les jeunes ont été trouvés en assez grande abondance dans

presque tous les estuaires visités; presque tous semblent donc convenir à l'installation de nurserie de P. indicus. Nous avons cependant noté deux exceptions: le Sambirano, qui se jette en baie d'Ampasindava (III), et la Betsiboka, qui se jette en baie de Bombetoka (IX). Dans les deux cas la dessalure était extrême. Pour des raisons différentes, trop grande pente du lit du fleuve dans le premier cas, trop grand débit dans le second, l'eau demeure très dessalée jusqu'au voisinage de l'embouchure et l'on passe presque sans transition du domaine fluvial au domaine marin. Or, comme il sera vu ultérieurement, les postlarves et les juvéniles semblent affectionner des eaux moyennement dessalées, d'environ 15‰ (à marée basse). D'autres conditions semblent devoir être remplies pour que les jeunes soient nombreux: présence de sédiments vaseux, d'abris, de nourriture; tout cela existe lorsqu'il y a une mangrove. Les estuaires seraient donc susceptibles d'abriter des nurseries d'autant plus importantes que la zone d'eau saumâtre moyennement dessalée occupée par la mangrove serait plus vaste. Dans ces conditions, en période de crue, ce sont peut-être les estuaires des fleuves dont le débit est moyen qui conviennent le mieux à l'installation de nurseries; mais en période d'étiage, les fleuves plus importants comme la Betsiboka jouent peut-être un rôle prépondérant.

Cette hypothèse est étayée par le fait que, dans un estuaire comme celui de l'Ambazoana, les jeunes peuvent remonter jusqu'à l'extrémité amont en saison sèche alors qu'ils sont cantonnés à l'embouchure au maximum de la crue. Ce point mériterait d'être vérifié et pourrait rendre compte du caractère anormal du cycle saisonnier d'abondance des adultes dans la zone 4, que nous verrons à la fin de ce travail.

3. CONCLUSION

Pour qu'une population de P. indicus puisse s'établir dans une zone il faut qu'un certain nombre de conditions répondant aux exigences des adultes, des larves et des jeunes soient remplies. En ce qui concerne les adultes, ces exigences sont: fond vaseux, profondeur inférieure à 10 m, apports trophiques importants; la salinité et la température, entre les limites qui sont observées en mer le long de la côte nord-ouest semblent jouer un rôle secondaire dans la répartition des adultes. Il est difficile de dire quelles sont les exigences propres des larves. Quant aux postlarves âgées et aux juvéniles, il leur faut des eaux saumâtres moyennement dessalées, un milieu riche en nourriture et offrant des abris. La plupart de ces exigences sont remplies simultanément et dépendent de cours d'eau.

Dans une région donnée toutes ces exigences peuvent être remplies; c'est le cas par exemple en baie de Narendry.

D'autres fois, il y a des zones favorables à l'installation des adultes mais il n'y a pas à proximité d'estuaire pouvant abriter une nurserie; c'est le cas par exemple pour les vases fossiles peu profondes de l'Ouest de la baie d'Ambaro. La pêcherie est alimentée dans ce cas par des subadultes et des adultes venant de l'Est de la baie et peut-être également de la région de Port Saint-Louis. C'est en partie le cas également pour les vases fossiles peu profondes de la baie de Tsimipaika: la pêcherie est alimentée pour une partie avec des jeunes venant de la nurserie installée au fond de la baie, pour une autre partie, peut-être prépondérante, avec des adultes venant de la baie d'Ambaro.

A l'inverse certaines zones d'estuaire peuvent abriter des nurseries très importantes alors qu'il n'y a pas à proximité d'ai-

res marines favorables suffisamment étendues pour permettre le développement de tous les adultes, d'où la nécessité de migrations. C'est peut-être là l'explication des migrations de l'Est de la baie d'Ambaro vers la baie de Tsimipaika.

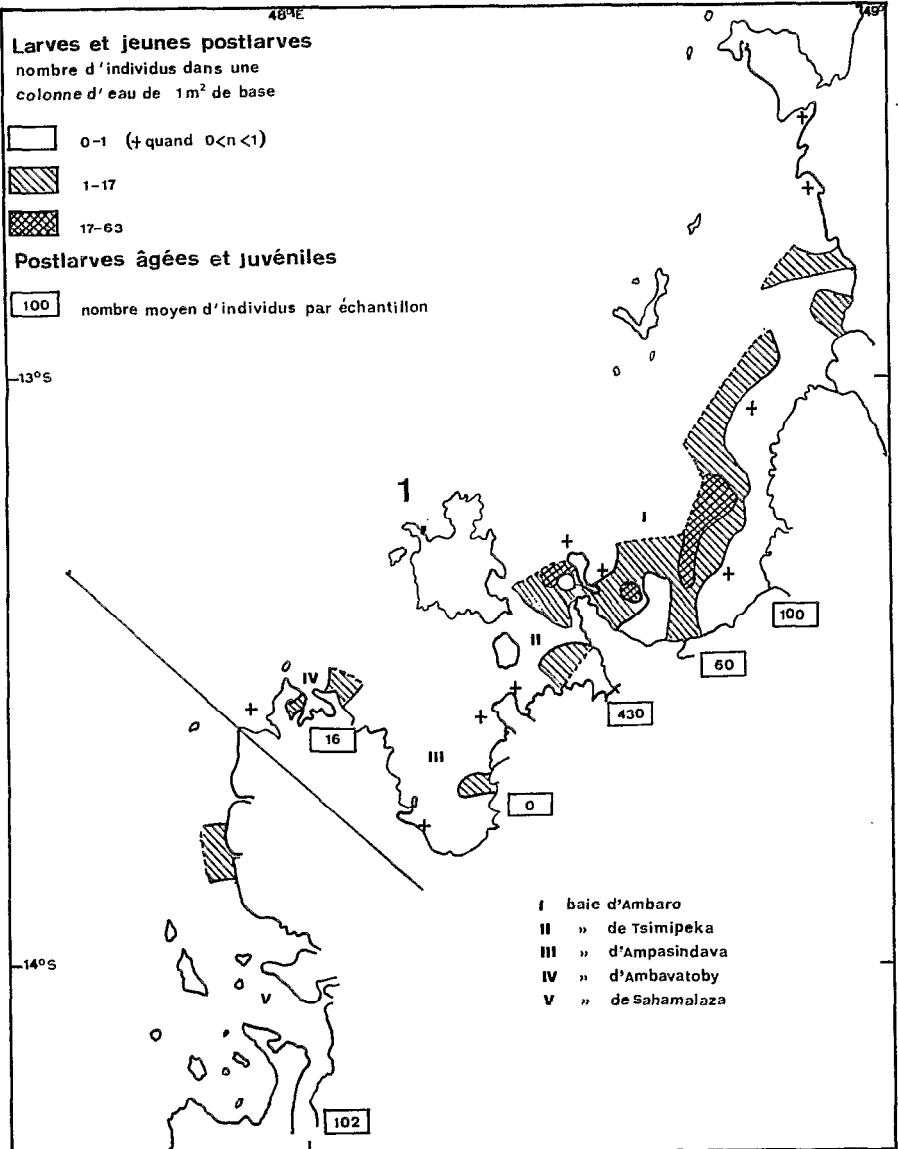


Fig. 31 - Répartition des larves et des jeunes crevettes entre le cap St Sébastien et les îles Radama en mars-avril 1970 (zone 1).

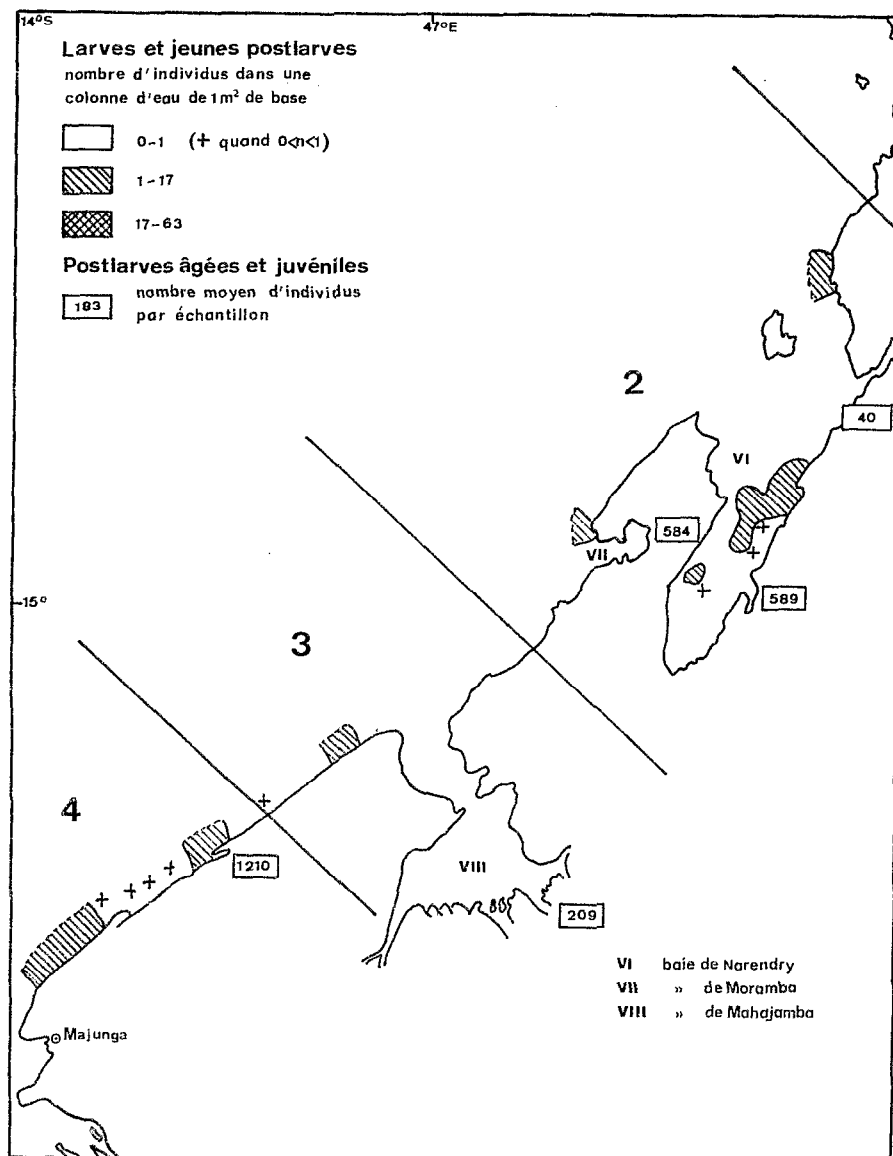


Fig. 31 b - Répartition des larves et des jeunes crevettes entre les îles Radama et Majunga en mars-avril 1970 (zones 2, 3 et 4).

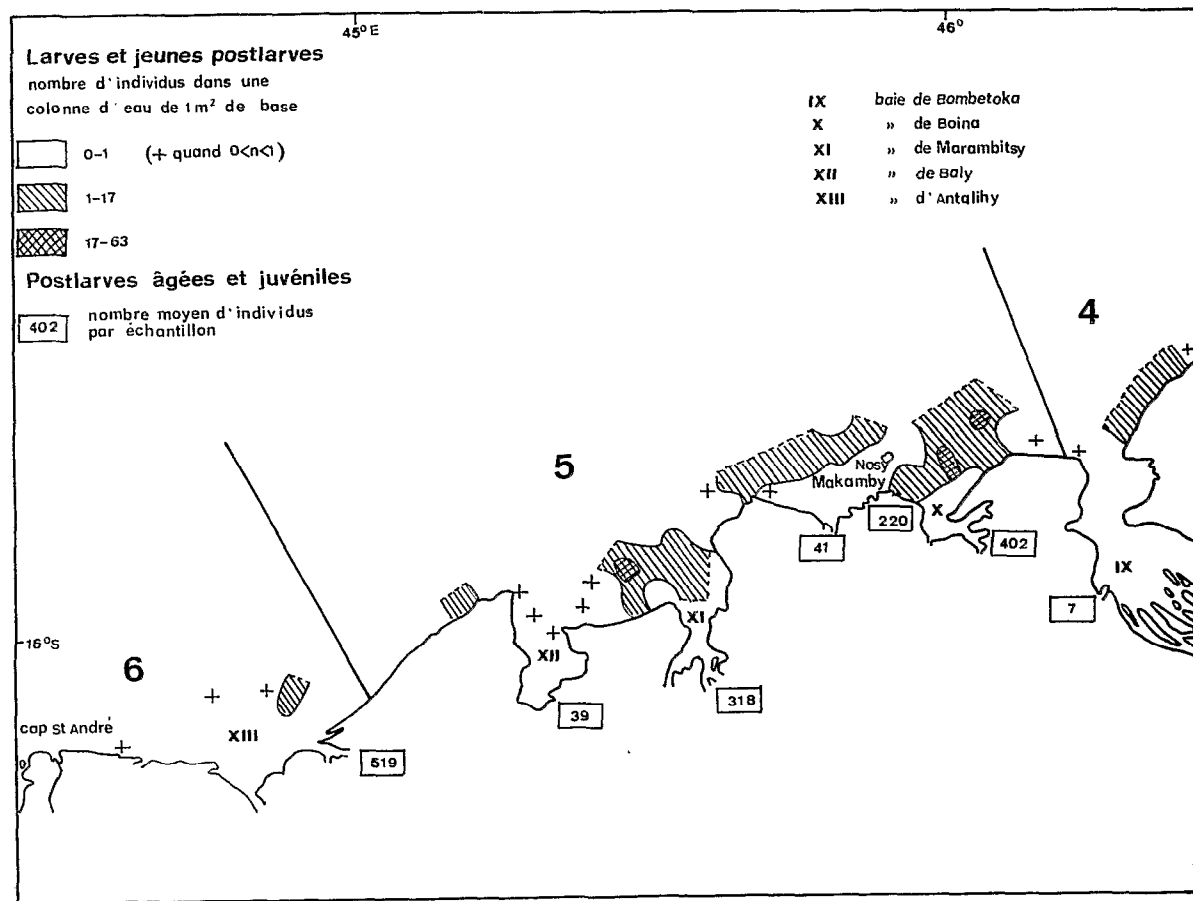


Fig. 31 c - Répartition des larves et des jeunes crevettes entre Majunga et le cap St André en mars-avril 1970 (zones 4, 5 et 6).

MIGRATIONS MER-ESTUAIRE

La physiologie des crevettes se modifie au cours de leur croissance; leurs facultés d'osmorégulation, en particulier, évoluent considérablement. De ce fait, au cours de leur vie, les crevettes vont migrer à travers différents biotopes que nous avons définis précédemment (mer, estuaire, zone intertidale) et qui sont caractérisés essentiellement par leur gradient de salinité.

Dans un premier temps, pour avoir une idée schématique de ces migrations, nous étudierons un cycle moyen en prenant en compte toutes les crevettes pêchées dans l'année. Nous étudierons ensuite les modifications de ce schéma qui résultent des variations saisonnières du gradient de salinité entre la mer et l'estuaire.

1. SCHEMA MOYEN DE LA MIGRATION A TRAVERS LES DIFFERENTS BIOTOPES

En mer, dans le plancton, nous n'avons jamais trouvé de postlarves ayant dépassé le stade 5/1 (cinq dents à la partie supérieure du rostre, une à la partie inférieure). Au voisinage du fond, dans les échantillons obtenus avec la luge, nous avons trou-

vé en outre quelques rares stades 5/2, 6/1, 6/2 et 6/3. Les postlarves les plus âgées, en mer, mesurent 9 mm (tableau 3). Comme le montre le tableau 4, c'est le stade 3/0 qui est le mieux représenté; cependant, on trouve encore un nombre appréciable de stades 4/0.

formule rostrale	nombre de mesures	longueur totale (mm)	longueur de la carapace
1/0	40	5,2	1,60
2/0	25	5,4	1,7
3/0	41	6,7	2
4/0	27	7,8	2,4
5/0	5	8,1	2,6
5/1	19	8,3	2,6
6/1	0		
6/2	1	8,9	3,2

Tableau 3. Mensurations des postlarves trouvées en mer.

Dans la fig.32, p.102, nous avons représenté le pourcentage d'animaux en fonction de la taille dans les trois biotopes, pour les mâles et les femelles, à partir du moment où ils pénètrent dans l'estuaire. Dans la zone intertidale, nous n'avons pas tenu compte des postlarves qui sont sur le point de pénétrer dans les estuaires.

Dans l'estuaire, les plus jeunes postlarves appartiennent au stade 3/0; c'est le stade 4/0 qui est le mieux représenté. Les postlarves pénètrent donc dans l'estuaire lorsqu'elles atteignent le stade 3/0 ou 4/0 (entre 6,7 et 7,8 mm). 99 % des crevettes mesurent entre 7 mm et 7 cm ($6,7 < L_C < 13$ mm et la taille modale correspond à 22-23 mm ($L_C = 4,5$ mm).

Dans la zone intertidale, 99% des mâles (5) mesurent entre 2,1 et 13 cm ($4 < L_C < 35$ mm); 99 % des femelles mesurent entre 2,1 et 15,5 cm ($4 < L_C < 28$ mm); la taille modale est la même pour les deux sexes: 7,5 cm ($L_C = 13,5$ mm).

En mer 99 % des mâles mesurent entre 9 et 14 cm ($17 < L_C < 30$ mm); 99 % des femelles mesurent entre 9 et 17,5 cm ($17 < L_C < 41$ mm). Les tailles modales sont égales respectivement à 12 cm ($L_C = 25$ mm) et 14 ($L_C = 31$ mm).

Nous pouvons donc schématiser le cycle moyen de migration de la manière suivante. Les postlarves pénètrent dans les estuaires au stade 3/0 ou 4/0, c'est-à-dire quand elles mesurent 6 à 8 mm. Les crevettes commencent à quitter l'estuaire dès qu'elles

(5) Nous n'avons en fait distingué les sexes que pour les individus mesurant plus de 7,5cm ($L_C > 14$ mm). Pour les crevettes plus petites, nous avons supposé que le rapport mâles/femelles était égal à 1.

Stade	Mer (luge)	Estuaire
0	9,2	
1	14,6	
2	22,5	
3	35,8	34,3
4	11,9	47
5	2,1	14,1
5/1	3,2	0,5
5/2	0,2	0,5
6/1	0,3	1,5
6/2	0,3	0,3
6/3	un individu	0,5
6/4		0,5

Tableau 4. Pourcentages des postlarves capturées en mer (au niveau du fond) et dans l'estuaire.

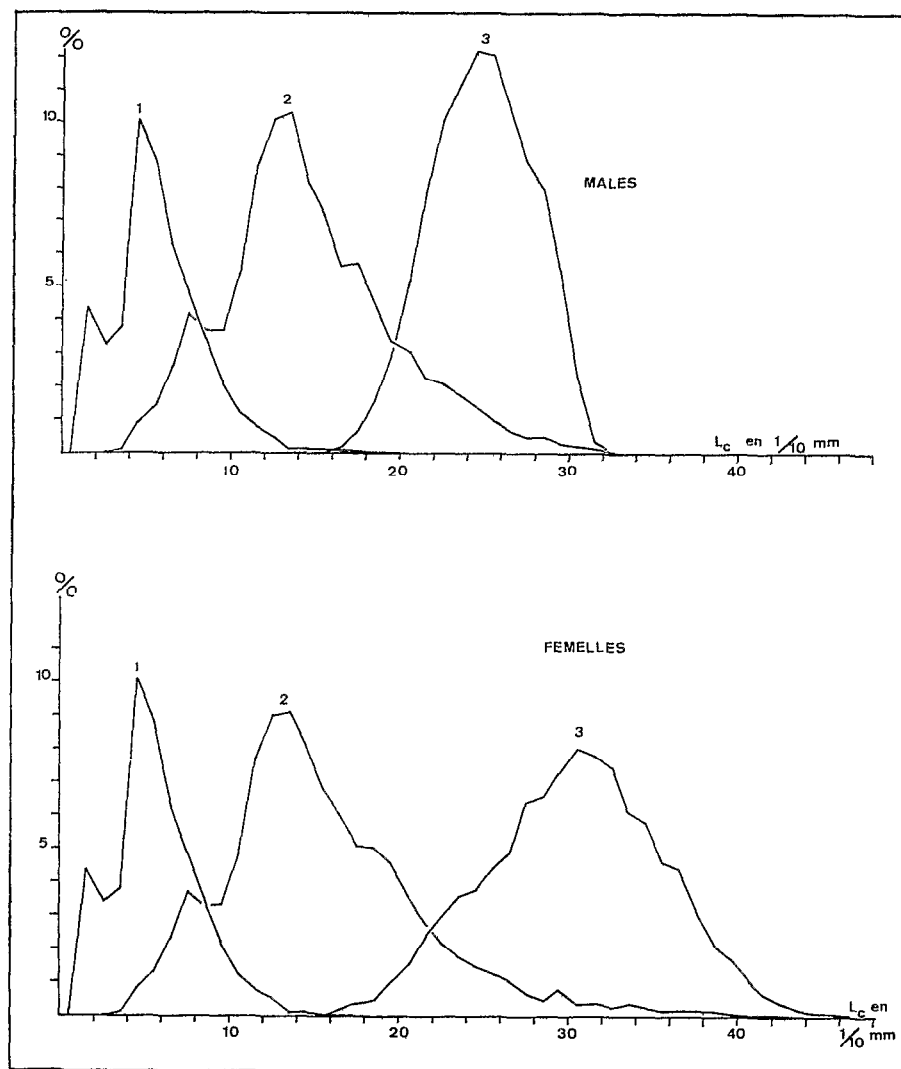


Fig. 32 - Schéma moyen de la distribution des tailles sur une année dans l'estuaire (1) la zone intertidale (2) et en mer (3).

atteignent 3 cm environ ($L_C = 4-5\text{mm}$) et gagnent la zone intertidale. Le recrutement dans cette zone peut être considéré comme complet, aussi bien pour les mâles que pour les femelles, lorsque les crevettes mesurent 7,5 cm ($L_C = 12-14\text{ mm}$). Mais le départ hors de cette zone commence dès cette taille, pour les deux sexes. Les crevettes tendent alors à s'éloigner de la côte. Le recrutement dans la zone de chalutage peut être considéré comme complet pour les mâles mesurant environ 12 cm ($L_C = 24-26\text{ mm}$) et les femelles mesurant 14 cm ($L_C = 30-32\text{ mm}$).

On peut trouver dans la zone intertidale des crevettes de très grande taille, ce qui avait déjà été souligné par CROSNIER (1965). Quelques crevettes peuvent demeurer dans la zone intertidale mais nous avons pu constater également grâce aux marquages que d'autres y reviennent après avoir séjourné quelque temps en mer.

2. VARIATIONS SAISONNIERES DES TAILLES DE MIGRATION

Le schéma que nous venons de présenter n'est en fait jamais observé car le gradient de salinité mer-estuaire varie selon les saisons et qu'il s'ensuit que les tailles de recrutement dans les différents biotopes varient elles aussi saisonnièrement.

Pour des raisons d'ordre technique (entre l'estuaire et la zone intertidale) et topographique (entre la zone intertidale et la mer) il n'a pas été possible d'étudier les crevettes au moment où elles passent d'un biotope à l'autre. Nos déductions sont basées sur l'observation de la répartition des tailles dans chaque biotope aux différentes dates (fig.33, 34 et 35, p.104, 105 et 106). Cette méthode comporte de sérieux inconvénients car les tailles minimale et maximale observées dans un biotope à une date donnée

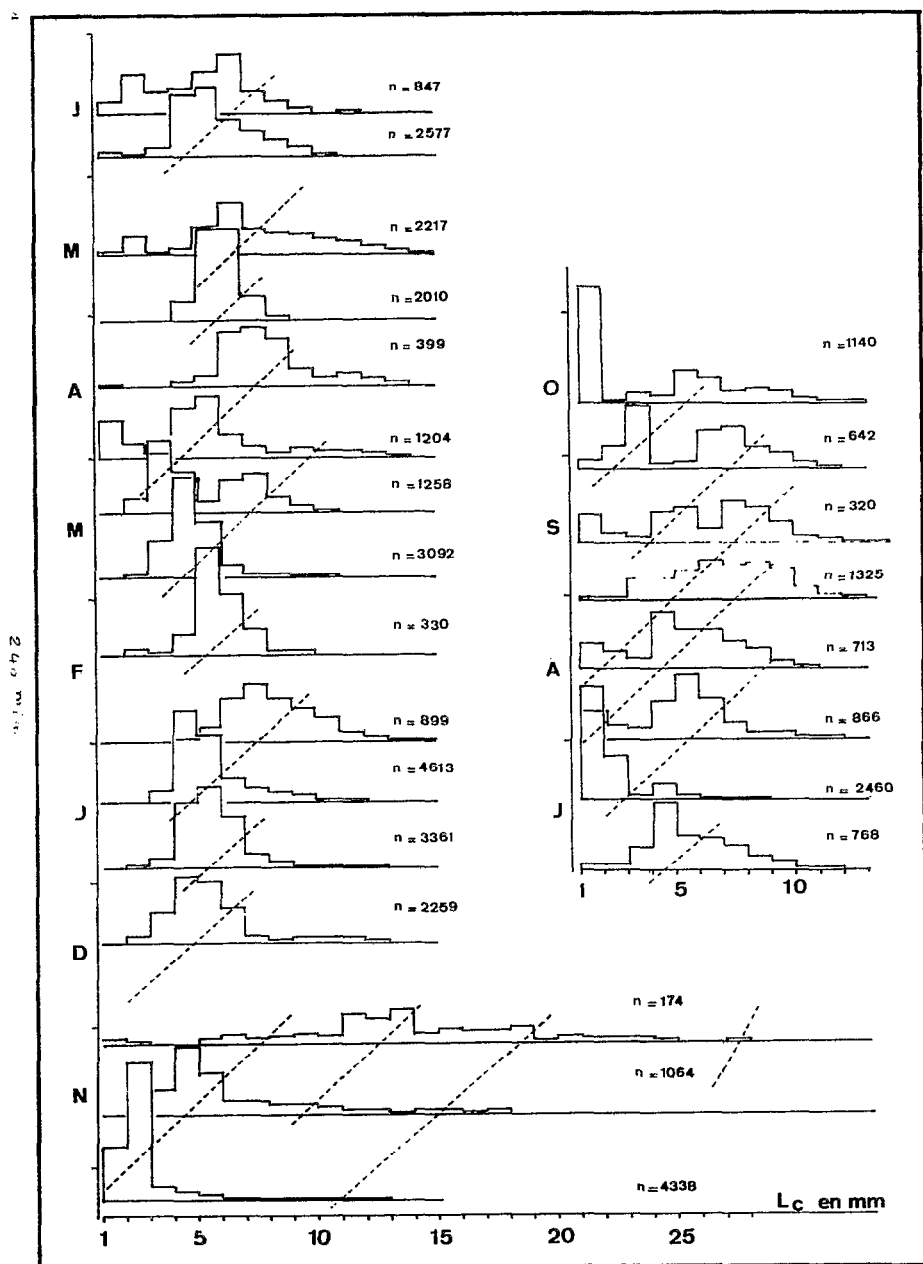


Fig. 33 - Histogrammes de tailles dans l'estuaire (novembre 1968 à octobre 1969); les modes sont réunis le plus logiquement possible par la courbe de croissance calculée au chapitre 5.

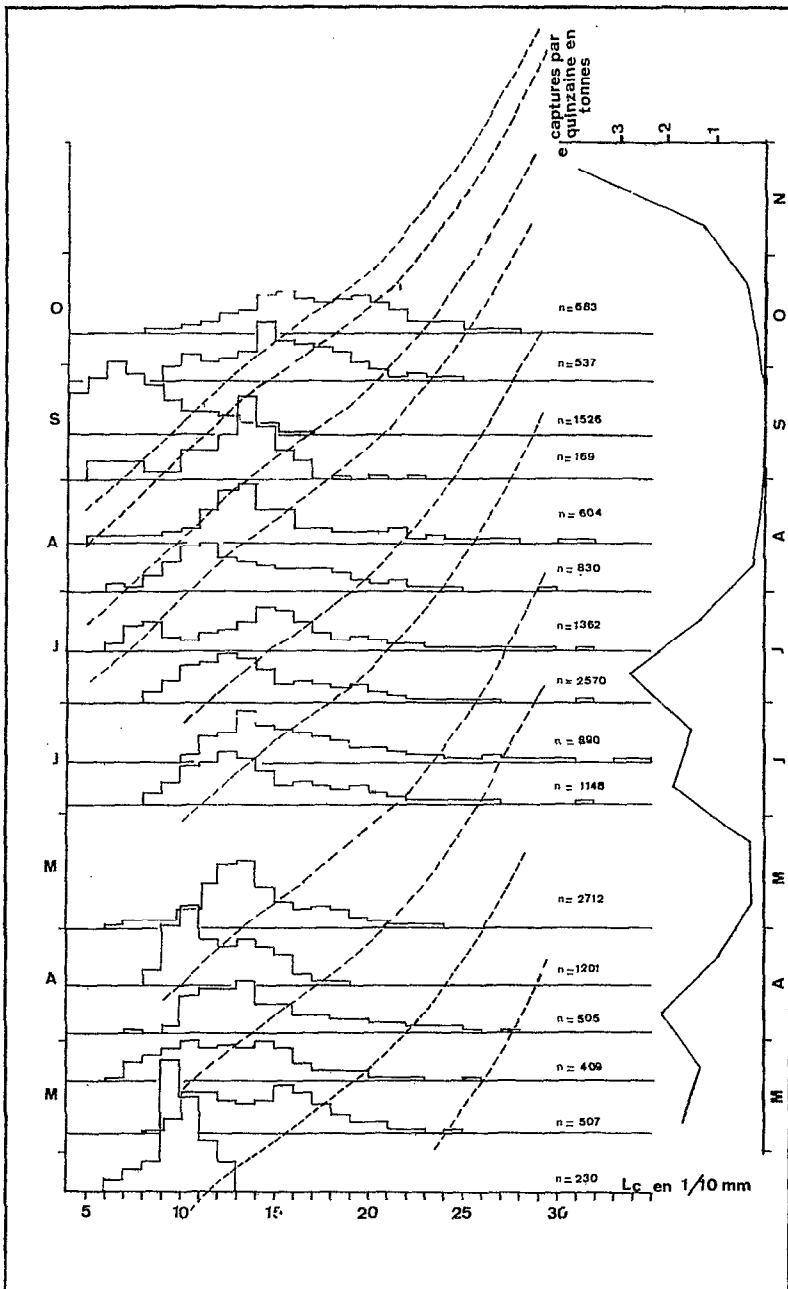


Fig. 34 - Histogrammes de fréquence des tailles (les modes sont réunis le plus logiquement possible par la courbe de croissance calculée au chapitre 5 et variations saisonnières des captures dans la zone intertidale).

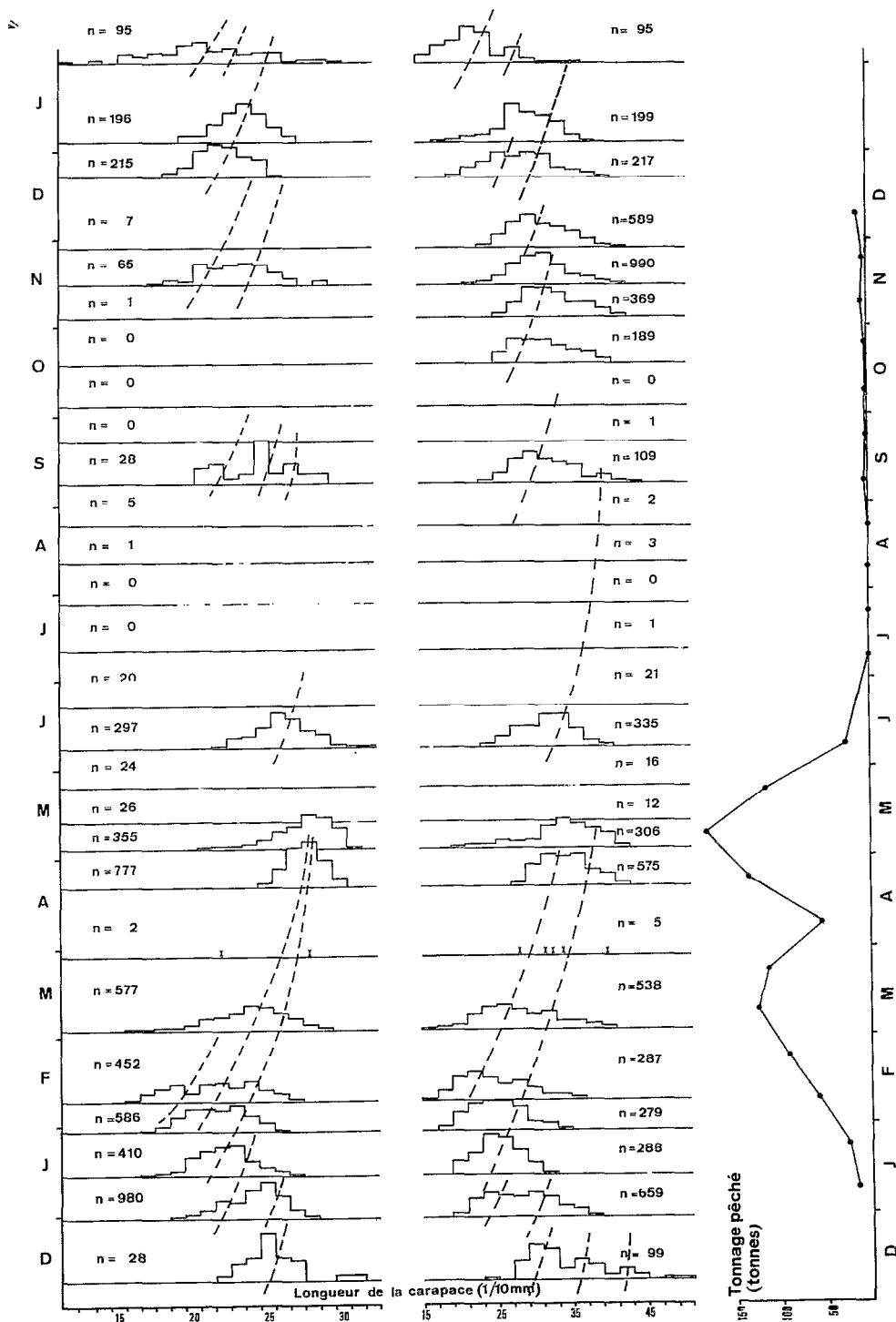


Fig. 35 - Histogrammes de fréquence des tailles (les modes sont réunis, éventuellement, par les courbes de croissance calculées au chapitre 5 et variations saisonnières des captures dans la zone de chalutage.

dépendent en grande partie de la situation de la date d'observation par rapport à celles du recrutement et du départ des crevettes. Cependant, si pendant une saison des observations concordantes sont faites sur plusieurs cohortes (6) nous pouvons espérer obtenir une assez bonne estimation des tailles de migration.

Il nous faut tout d'abord repérer le passage des différentes cohortes dans chaque biotope. Dans ce but nous avons anticipé sur l'exposé des résultats et utilisé la courbe de croissance de P. indicus dont l'obtention sera décrite ultérieurement. Dans un premier temps nous avons repéré les tailles modales qui sont le plus proches de la taille moyenne dans le biotope; dans ces conditions il y a de fortes chances pour que la taille modale retenue corresponde à celle des individus qui composent la cohorte; lorsque le mode est marginal, en effet, il peut ne concerner qu'une partie de la cohorte, l'autre partie n'étant pas encore recrutée dans le biotope ou l'ayant déjà quitté. Pour chaque mode retenu nous calons alors la courbe de croissance de manière à faire correspondre la taille modale avec le point de la courbe correspondant à cette taille. La courbe recoupe éventuellement, en aval et en amont, d'autres modes ce qui permet de visualiser le passage des cohortes; naturellement, pour les raisons qui viennent d'être signalées, les courbes recoupent plus ou moins bien les modes marginaux. Nous pouvons alors noter, pour chaque cohorte, la taille des individus qui la composaient respectivement la première et la dernière fois que nous l'avons observée.

2.1. Recrutement dans l'estuaire et départ hors de l'estuaire

Dans la fig.33, p.104, nous avons présenté les histogrammes

(6) nous désignons par cohorte un ensemble d'individus issus d'un maximum de ponte.

de fréquence de taille dans l'estuaire, aux différentes dates, pendant une année, en 1968-1969.

La taille de recrutement dans l'estuaire est plus grande de décembre à mars. Durant ces quatre mois, toutes les crevettes ont une taille supérieure à 10 mm ($L_C = 2\text{mm}$). La taille modale de la population qui entre dans l'estuaire varié entre 20 et 31 mm ($4 < L_C < 6\text{mm}$). Entre avril et novembre on trouve régulièrement des postlarves à partir de 5,5 mm ($L_C = 1\text{mm}$) et la taille modale de la population qui entre dans l'estuaire est souvent comprise entre 5,5 et 10,3 mm ($1 < L_C < 2\text{mm}$).

Les crevettes quittent l'estuaire à une taille à peu près constante tout au long de l'année, sauf en novembre. On trouve alors un pourcentage appréciable de crevettes mesurant entre 8 et 13 cm ($14 < L_C < 28\text{mm}$), ce qui n'est vu à aucune autre période de l'année. Il ne s'agit pas là d'un phénomène fortuit car nous l'avons également observé en 1972 (fig.36, p.114). Ces crevettes de grande taille correspondent à des pontes de juillet-août.

2.2. Recrutement et départ de la zone intertidale

Dans la fig.34, p.105, nous avons présenté les histogrammes de fréquence de taille dans la zone intertidale aux différentes dates; les observations ne portent que sur une période de 9 mois, de février à octobre 1969.

Pendant cette période il n'apparaît pas de variations saisonnières dans la taille de recrutement, sauf en une occasion, en septembre 1969, où un pourcentage important de très jeunes crevettes a été noté.

En revanche, les crevettes quittent la zone intertidale plus tardivement en juin-juillet-août.

2.3. Recrutement en mer

Dans la fig. 35, p.106, nous avons présenté les histogramme de fréquence des tailles, respectivement pour les mâles et les femelles, en 1972-1973. Nous avons également figuré les variations saisonnières des captures en mer mais nous n'utiliserons pas ces dernières données ici.

Entre janvier et mars la taille de recrutement est plus faible que pendant le reste de l'année. La taille modale au moment du recrutement, à cette époque, est comprise entre 9,5 et 11 cm ($19 < L_c < 22 \text{ mm}$) pour les mâles et d'environ 11 cm pour les femelles. Pour les recrutements qui sont observés entre avril et décembre, la taille modale au moment du recrutement est comprise entre 11 et 12,5 cm ($22 < L_c < 26 \text{ mm}$) pour les mâles, entre 13,5 et 15,5 cm ($22 < L_c < 34 \text{ mm}$) pour les femelles.

2.4. Discussion

La taille de migration peut dépendre de nombreuses causes dont certaines ont trait à l'allure de la croissance et d'autres au milieu ambiant, indépendamment de l'influence que le milieu par ailleurs, peut avoir sur la croissance.

- Croissance et taille de migration :

Deux hypothèses peuvent être envisagées. La première est que la migration a lieu à un âge donné ; il y aura alors une relation positive entre la taille de migration et la vitesse de croissance, la deuxième est qu'elle a lieu à un stade donné, caractérisé par certaines particularités physiologique et morphologiques, ces dernières étant plus faciles à noter : la formule rostrale par exemple chez les postlarves. Selon que l'une ou l'autre hypothèse

sera adoptée, on pourra éventuellement s'attendre à ce que l'influence d'un facteur du milieu ait des effets inverses sur la taille de migration. Prenons à titre d'exemple le cas des post-larves et le facteur température. Les travaux de ZEIN-ELDIN et GRIFFITH (1966) ont montré que la vitesse de croissance augmente avec la température; dans le cas de la première hypothèse, si la température est élevée, la migration aura lieu à une grande taille. Mais par ailleurs GARCIA (1976), a trouvé que pour un stade larvaire donné la taille était d'autant plus petite que la température était plus élevée; dans le cas de la deuxième hypothèse, la migration aura donc lieu à une taille plus petite quand la température est élevée.

Pour étudier la relation entre la croissance et la taille de migration il faudrait donc au préalable connaître ce qui est déterminant dans le déclenchement de la migration: l'âge ou le stade. Il faudrait ensuite, selon l'hypothèse avérée juste, connaître soit la variations saisonnières de la vitesse de croissance, soit les variations saisonnières de la taille d'acquisition des caractères nécessaires à la migration.

Comme on voit, les relations entre la croissance et la taille de migration sont difficiles à étudier et cela explique sans doute qu'elles soient rarement mentionnées dans la littérature; lorsqu'elles le sont, c'est d'une manière assez confuse, la distinction entre âge et stade n'étant pas faite. Pour notre part, nos données sont beaucoup trop insuffisantes pour que nous puissions aborder ce problème.

- Conditions du milieu et taille de migration

L'expression "conditions du milieu" est ici employée dans un sens très large et englobe les conditions dont les variations peuvent expliquer d'une façon directe les variations de la taille

de migration: distance entre la zone de ponte et la nurserie, influence de la température, de la salinité, des courants, de la richesse trophique. En baie d'Ambaro, la zone de ponte est très près de la côte en toutes saisons et les variations de la température sont minimes. Nous n'envisagerons donc que l'influence possible de la salinité, des courants et de la richesse trophique.

a) Problème du recrutement dans l'estuaire à une taille plus grande entre décembre et mars

La période d'absence totale des postlarves de petite taille ($L_c < 2\text{mm}$) correspond exactement à celle où les pluies sont les plus abondantes et le débit des fleuves le plus important (fig.7, P.18). A cette époque, les postlarves peuvent trouver en mer, au voisinage de la côte, les conditions favorables à leur développement qu'elles trouvent ordinairement à l'intérieur des estuaires aux autres périodes de l'année: faible salinité, richesse trophique, abri (du fait que l'eau est très trouble). Il est donc possible qu'entre décembre et mars l'incitation à pénétrer dans les estuaires soit moins forte.

Il est probable aussi qu'il est plus difficile pour les postlarves de pénétrer dans les estuaires à cette époque. HUGHES (1969) a étudié en laboratoire, chez Penaeus duorarum, le comportement des postlarves en fonction de la salinité et montré comment ce comportement peut les aider à s'approcher des estuaires et à y pénétrer. Les postlarves sont capables de percevoir des différences de salinité de 1‰... Dans l'eau de mer normale elles sont actives dans toute la colonne d'eau, mais si l'eau est dessalée elles descendent sur le fond. HUGHES pense que pendant le flux elles seraient dispersées dans toute la colonne d'eau et seraient facilement entraînées par le flot vers les lagunes et les estuaires.

Quand la salinité décroît, pendant le reflux, les postlarves descendraient au voisinage du fond, où le courant est moins fort, et pourraient ainsi mieux résister à l'entraînement vers le large. Le comportement des postlarves de P. indicus doit être proche de celui des postlarves de P. duorarum puisque le problème posé aux deux espèces est le même. Il doit leur permettre, pendant la plus grande partie de l'année, de pénétrer sans trop de difficultés dans les estuaires en dépit du fait que le courant de sortie, pendant le reflux, est plus fort que le courant d'entrée pendant le flux. En période de crue, cependant, le courant d'eau douce est tellement violent qu'il est possible que le comportement des postlarves devienne inefficace.

Des variations saisonnières de la taille des postlarves lors du recrutement dans les eaux saumâtres ont été signalées chez d'autres espèces.

BAXTER et RENFRO (1966) et COPELAND et TRUITT (1966) ont étudié le recrutement de Penaeus aztecus dans les lagunes du Texas et noté que la taille des postlarves était plus grande en hiver et au début du printemps qu'à la fin du printemps et en été. Ils pensaient que la taille plus petite observée l'été pouvait être due au fait que la zone de ponte était plus proche ou encore que la vitesse de croissance était plus grande du fait que la température était plus élevée. TEMPLE et FISHER (1968), à propos de la même espèce et dans la même région, ont émis une troisième hypothèse : les postlarves recrutées au début du printemps proviendraient de pontes ayant eu lieu en automne et auraient passé tout l'hiver en mer, à demi enfouies dans le sédiment.

GARCIA (1976) a étudié le recrutement de P. duorarum en Côte d'Ivoire. Il a trouvé que le stade de développement des postlarves au moment de leur entrée dans la lagune varie saisonnière-

ment: en période de crue des postlarves entrent à un stade plus avancé qu'en période d'étiage, ce qui laisse supposer que leur migration est ralentie dans le premier cas. Il a également trouvé qu'à stade de développement égal la taille des postlarves varie saisonnièrement avec la richesse trophique du milieu marin et en sens contraire de la température.

b) Problème du recrutement des juvéniles à une taille plus grande en novembre, dans la zone intertidale

Nous avons vu que les crevettes quittent l'estuaire à peu près à la même taille en toutes saisons, sauf en novembre où on trouve des individus de grande taille.

En octobre, la salinité dans la zone intertidale est très élevée et ne convient peut être pas aux jeunes crevettes qui préfèrent rester dans l'estuaire, ce qui expliquerait qu'on trouve des subadultes en novembre dans ce dernier biotope.

Il est possible également qu'en octobre-novembre le mécanisme de sortie de l'estuaire soit moins efficace qu'aux autres époques de l'année. HUGHES (1969) a étudié en laboratoire le comportement des juvéniles quand la salinité varie et montré comment ce comportement les aidait à quitter l'estuaire. En laboratoire, les jeunes de P. duorarum ayant la taille de migration nagent à contre-courant quand la salinité est élevée (28-34‰); cette nage se présente comme une succession de petits sauts au voisinage du substrat. Lorsque la salinité diminue, les crevettes se mettent à nager brusquement dans le sens du courant. HUGHES pense que ce comportement a une valeur adaptative. Lorsque la mer monte et que la salinité est élevée, les crevettes présentent une rhéotaxie positive; mais quand la salinité décroît, pendant le reflux, le signe s'inverse. Ainsi, les jeunes crevettes pourraient quitter

l'estuaire à la fois pendant le flux et le reflux; nageant par petits sauts contre le courant pendant le flux et nageant dans le sens du courant, ou se laissant entrainer par lui pendant le reflux.

Si ce comportement est celui adopté par P. indicus pour quitter l'estuaire, son efficacité est certainement moindre en octobre-novembre. Au niveau d'Ampampamena, à cette époque, même à marée basse, la salinité reste très élevée. Les salinités minimales, enregistrées au moment de la basse mer, ont été de 33,72‰ et 31,54‰ respectivement le 5 octobre et le 15 novembre 1972. Dans ces conditions il est possible que les crevettes ne soient pas incitées à se laisser entrainer par le courant pendant le reflux.

En décembre, à marée basse, la salinité devient inférieure à 28‰ à toutes les stations de l'estuaire et toutes les crevettes de grande taille le quittent.

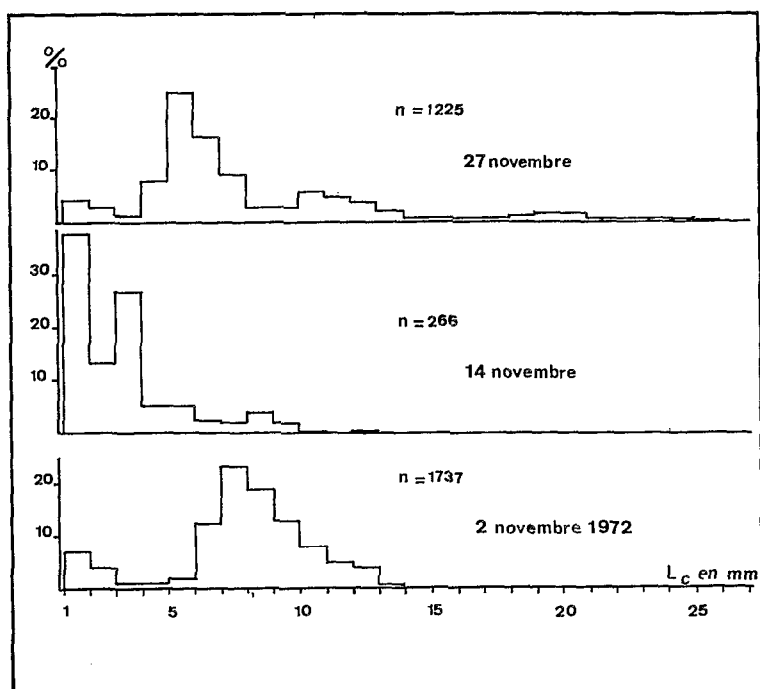


Fig. 36 - Pourcentage des crevettes en fonction de la taille à différentes dates, en novembre 1972, dans l'estuaire de l'Ambazoana.

c) Problème du recrutement à des tailles différentes en mer.

Les données concernant le départ de la zone intertidale sont en accord avec celles concernant le recrutement en mer: les crevettes quittent le premier biotope et sont recrutées dans le second à une taille plus petite en saison humide qu'en saison sèche. Les données plus complètes recueillies en mer montrent qu'elles y sont recrutées à une taille plus petite entre janvier et mars.

La dessalure est maximale entre décembre et mars dans la zone intertidale (fig.13, p.27), la salinité étant constamment inférieure à 31‰ à marée basse; les subadultes ne peuvent peut-être pas la supporter. En mer, au niveau du fond, pendant cette période, la salinité reste supérieure à 31‰ et leur convient probablement mieux. En saison sèche, la salinité est à peu près la même dans les deux biotopes.

En ce qui concerne la richesse trophique, il est difficile d'établir une comparaison entre les deux biotopes. Nous pouvons simplement dire que dans les deux la richesse trophique est supérieure en saison humide.

Un autre facteur est susceptible d'intervenir dans le choix du biotope: l'opacité de l'eau. P. indicus ne s'enfouissant pas pendant le jour recherche sans doute des eaux troubles de manière à ne pas être une proie trop facile pour les prédateurs. En saison humide l'eau est très trouble dans les deux biotopes mais en saison sèche l'opacité est plus grande près de la côte.

Ainsi, de janvier à mars les crevettes trouvent dans la zone intertidale une salinité qui ne leur convient probablement pas alors qu'en mer les conditions semblent être favorables à tous les points de vue; elles ont donc intérêt à vivre dans le second biotope. En saison sèche les conditions semblent être à peu près les mêmes dans la zone intertidale et en mer sauf en ce qui concerne l'opacité de l'eau qui est plus grande dans le premier bio-

tope ce qui pourrait peut être inciter les crevettes à ne pas le quitter.

Par ailleurs, il est certainement plus facile aux crevettes de s'éloigner de la côte en saison humide qu'en saison sèche. Pour comprendre le mécanisme de déplacement il suffit de nous référer à nouveau aux expériences de HUGHES (1969) sur le comportement des juvéniles et des subadultes lorsque la salinité varie. En saison humide, l'eau étant plus dessalée dans la zone intertidale qu'en mer, la salinité entre ces deux biotopes sera moindre pendant le reflux que pendant le flux. Les crevettes auront ainsi tendance à nager dans le sens du courant pendant le reflux et à rester sur le sédiment pendant le flux. Ce comportement leur permet de s'éloigner rapidement de la côte.

En saison sèche, la salinité étant pratiquement la même partout, il n'y aura pas de différence sensible de salinité entre le flux et le reflux et les crevettes ne nageront donc pas plus activement dans le sens du courant quand la mer descendra que lorsqu'elle montera. Il en résulte que, dans le cas où elles auraient été entraînées vers la mer pendant le reflux aucun facteur particulièrement favorable ne tendant alors à les retenir, elles seraient ramenées vers la côte pendant le flux.

Quelques auteurs ont noté des variations de taille au moment de la migration vers la mer soit au cours d'une même année en un même site, soit la même année en des sites différents, soit d'une année à l'autre en un même site (TABB et al, 1962 ; TRENT, 1967 ; PULLEN et TRENT, 1969 ; YOKEL et al, 1969 ; PARKER, 1970 ; RUELLO, 1973 ; GARCIA, 1976). TABB et al (1962) ont trouvé en Floride que des températures ou des salinités anormalement basses pouvaient chasser P. duorarum vers le large à une taille inférieure à la moyenne. PULLEN et TRENT (1969) ont étudié P. setiferus au Texas et trouvé que la taille de migra-

tion diminuait quand la saison avançait et que la température diminuait. RUELLO (1973), étudiant Metapenaeus macleayi en Australie note qu'une légère montée des eaux provoque seulement la migration en mer des crevettes de grande taille alors qu'une crue importante provoque également la migration des jeunes ; il pense que la diminution de la salinité joue un rôle secondaire dans la migration des crevettes hors de l'estuaire et que c'est la force du courant qui est le facteur principal. PARKER, 1970, a étudié Penaeus aztecus au Texas et observé une relation inverse entre la densité des juvéniles dans la lagune et la taille de migration ; il suppose que lorsque la densité est moindre chaque crevette dispose de plus de nourriture et peut rester plus longtemps dans la nurserie. GARCIA (1976), étudiant P. duorarum en Côte d'Ivoire, a également observé que la taille de migration augmente quand l'abondance des crevettes diminue . Il a également noté que la taille de migration diminue avec la salinité.

Les facteurs susceptibles d'expliquer les variations de taille au moment de la migration sont donc divers : température, salinité, courant, nourriture. L'un ou l'autre pourra être plus déterminant, probablement en fonction de l'amplitude des variations qu'il présente. La relation entre taille de migration et abondance des jeunes ne peut avoir de signification que si l'on suppose constante la quantité de nourriture disponible d'une année sur l'autre (dans le cas de PARKER, 1970), ce qui doit être à peu près le cas, ou tout au long d'une même année (dans le cas de GARCIA, 1976), ce qui est peu probable dans une zone d'estuaire.

3. REPARTITION DES CREVETTES EN FONCTION DE LA TAILLE DANS UN BIOTOPE

Tels que nous les avons définis, les biotopes sont

loins de constituer des milieux homogènes et la répartition des crevettes n'y est donc pas uniforme. Nous allons étudier cette répartition successivement dans l'estuaire et en mer.

3.1. Résultats

3.1.1. Répartition des crevettes dans l'estuaire

Nous avons retenu pour cette étude les sorties faites en 1971 et 1972 où des stations étaient occupées jusqu'à la limite amont de l'estuaire. Dans la fig. 37 P.119, nous avons représenté les histogrammes de taille (rendement moyen par trait pour chaque classe de 1mm de longueur céphalothoracique) à chaque station, d'une part en saison humide (15 décembre au 15 mai), d'autre part en saison sèche (15 mai au 15 décembre).

a) Saison humide (fig. 37 A, p. 119)

Les crevettes mesurant moins de 15 mm ($L_c < 3\text{mm}$) sont peu nombreuses ; elles sont présentes partout entre l'embouchure et la station 8 qui peuvent être considérées comme marquant les limites de l'aire de répartition moyenne pendant cette saison. Les crevettes mesurant plus de 15mm ($L_c > 3\text{mm}$) sont concentrées principalement à la station III. La répartition redevient cependant à peu près uniforme dans toute l'aire de répartition pour les crevettes mesurant plus de 35mm ($L_c > 7\text{mm}$)

b) Saison sèche (fig. 37 B, p. 119)

Les postlarves sont recrutées dans l'estuaire à une taille inférieure à 10-10,5mm ($L_c < 2\text{mm}$). Les postlarves sont surtout concentrées à la station IV. Dès qu'elles atteignent 15-20mm ($L_c = 3-4\text{mm}$) les crevettes tendent à se répartir dans tout l'estuaire, aussi bien vers l'amont que vers l'aval ;

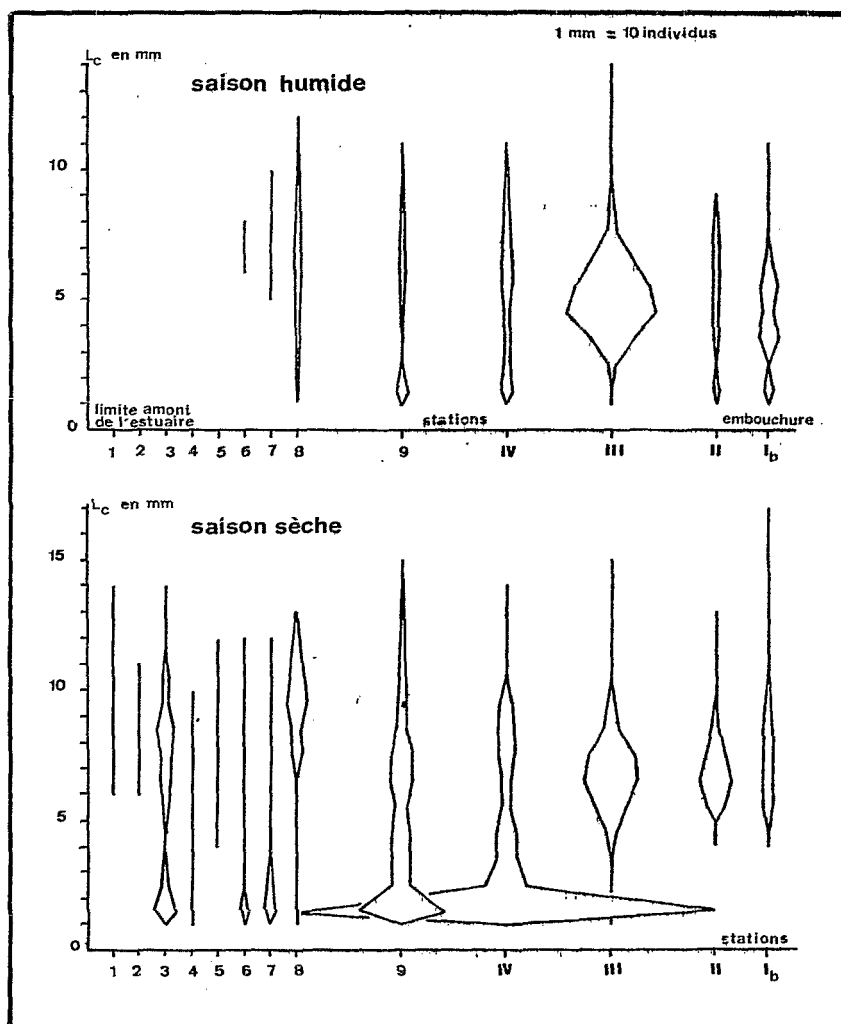


Fig. 37 - Rendement moyen par trait, en fonction de la taille, aux différentes stations de l'estuaire, en saison humide et en saison sèche,

la diffusion se fait cependant surtout vers l'aval. Il convient de remarquer la distribution des tailles à la station 8 ; elle est tout-à-fait anormale puisque inverse de celle observée aux deux stations les plus voisines respectivement en amont et en aval et qui sont les stations 7 et 9 ; on n'y observe pratiquement pas de crevettes mesurant moins de 3cm ($L_c < 6\text{mm}$) mais c'est là par contre que celles mesurant entre 4,5 et 7cm ($9 < L_c < 13\text{mm}$) sont les plus nombreuses. La station 8 est caractérisée par le fait qu'elle est située dans un méandre qui, à marée basse, n'est relié au cours principal que par un mince filet d'eau (fig.26, p. 57) ; de ce fait, à marée basse, la diminution de salinité est plus faible qu'au bord de la rivière au même niveau, la salinité étant intermédiaire entre celles observées aux stations 9 et IV situées plus en aval (fig. 16 p.32) ; mais le trait principal est probablement la faiblesse du courant.

3.1.2. Répartition des crevettes en mer

L'aire de chalutage est pratiquement limitée par les isobathes 3 et 10m. Nos chalutages ont été faits au hasard et il s'est avéré après coup que la plupart des traits avaient été faits en entier soit en deçà, soit au-delà de l'isobathe 5m. Nous avons étudié la taille des crevettes pêchées de part et d'autre de cette profondeur. Nous avons considéré les mâles et les femelles séparément. Toutes les crevettes pêchées respectivement en saison humide et en saison sèche ont été regroupées. La disparité entre les rendements aux deux saisons étant très grande nous avons choisi, car cela facilitait la représentation graphique, de considérer le pourcentage de crevettes de chaque classe de taille (classes de 1mm de longueur céphalothoracique). Les histogrammes de fréquence de tailles sont représentés dans la fig.38, p. 122 .

a) Saison humide (fig. 38 A, p. 122)

Chez les mâles la taille médiane correspond à 112mm ($L_c = 23\text{mm}$) dans la zone 3-5m et à 122mm ($L_c = 25,7\text{mm}$) dans la zone 5-10m. Chez les femelles la taille médiane correspond à 125mm ($L_c = 27\text{mm}$) dans la zone 3-5m et à 141mm ($L_c = 31,5\text{mm}$) dans la zone 5-10m. Ainsi, en saison humide, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, la taille tend à augmenter quand la profondeur augmente.

b) Saison sèche (fig. 38 B, p. 122)

Chez les mâles la taille médiane correspond à 124mm ($L_c = 25,7\text{mm}$) dans la zone 3-5m et à 127mm ($L_c = 26,5\text{mm}$) dans la zone 5-10m. Chez les femelles la taille médiane correspond à 140mm ($L_c = 31,2\text{mm}$) dans la zone 3-5m et à 138mm ($L_c = 31\text{mm}$) dans la zone 5-10. Bien que, pour les deux sexes, la différence entre les tailles médianes dans les deux zones soit faible, la répartition est statistiquement différente au seuil de signification 1 %. Ainsi, la taille augmente quand la profondeur augmente chez les mâles alors qu'elle tend à diminuer chez les femelles, ce qui signifie que ces dernières se rapprochent de la côte après s'en être tout d'abord éloignées.

3.2. Discussion

a) Répartition des crevettes en fonction de la taille
- dans l'estuaire

Nous remarquerons tout d'abord brièvement que les observations faites en 1971-1972 montrent que les postlarves pénètrent dans l'estuaire à une taille plus petite et que les juveniles le quittent à une taille plus grande en saison sèche qu'en saison humide, ce qui confirme les observations

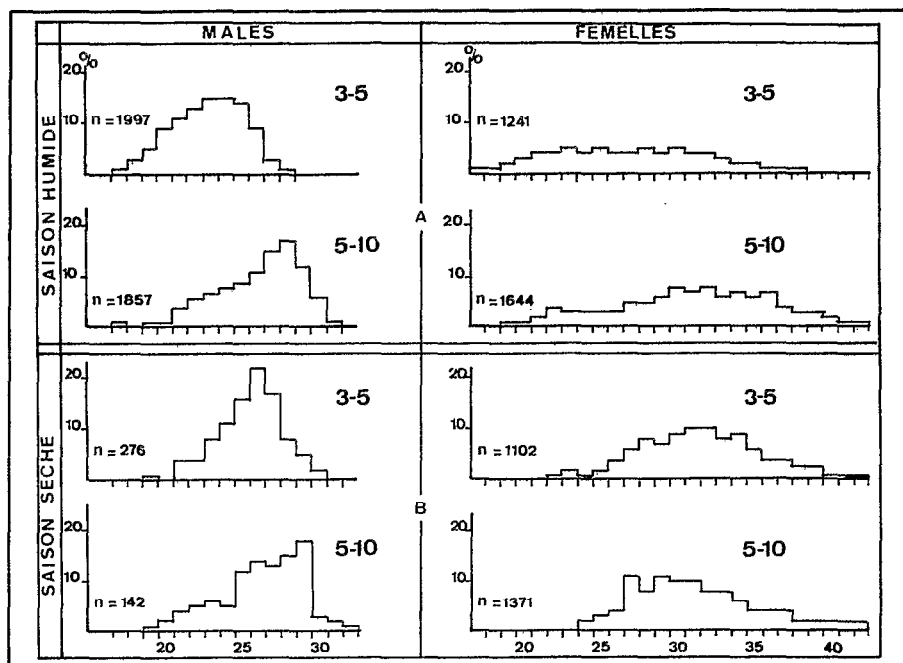


Fig. 38 - Histogrammes de tailles dans les zones 3-5 m et 5-10 m dans la zone de chalutage, pour chacun des deux sexes, respectivement en saison humide et en saison sèche.

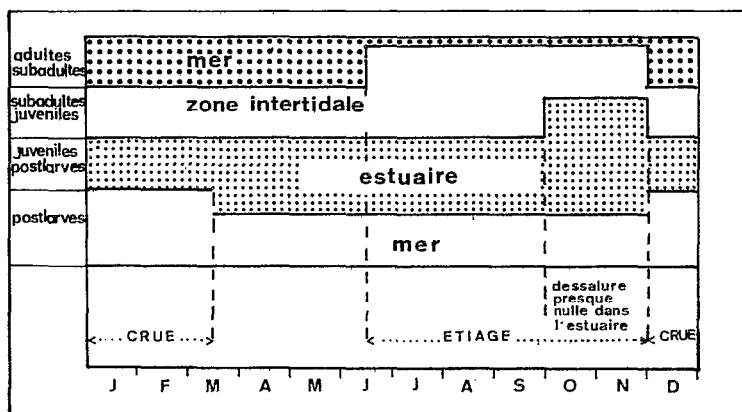


Fig. 39 - Schéma des variations saisonnières de la taille de migration à travers les différents biotopes que traverse la crevette au cours de son développement.

faites en 1968-1969.

Durant toute l'année les crevettes venant d'être recrutées tendent à se concentrer dans une zone très étroite : au niveau de la station III, à environ 1km de l'embouchure, en saison humide, et plus en amont, au niveau de la station IV, à environ 5km de l'embouchure, en saison sèche.

Pendant la plus grande partie de vie en estuaire (jusqu'à 35mm, soit $L_C = 7\text{mm}$) en saison humide mais au début seulement en saison sèche (jusqu'à 20-25mm, soit $L_C = 4-5\text{mm}$) les jeunes crevettes restent plus ou moins localisées respectivement au niveau des stations III et IV-9. Le fait que la zone d'habitat préférée soit située plus en amont pendant la saison sèche indique que les facteurs liés à l'intensité du débit de la rivière (salinité et courant) jouent un rôle prépondérant. KUTTY et al (1971) ont montré que chez des juvéniles de P. indicus acclimatés en laboratoire à une salinité donnée (entre 7 et 35 ‰) la consommation d'oxygène ne varie pas quelle que soit la salinité. Au contraire, s'il n'y a pas d'adaptation préalable, la consommation est maximale pour les salinités extrêmes et minimale pour une salinité comprise entre 10 et 15 ‰. Lorsqu'elles viennent de pénétrer dans l'estuaire, les crevettes ne sont pas encore adaptées aux fortes variations de salinité et doivent rechercher une zone où la variations de salinité et doivent rechercher une zone où la salinité moyenne est telle que les dépenses d'énergie nécessaires à l'osmorégulation soient réduites au minimum. Selon l'époque de l'année, il semble que cette zone se déplace entre la station III et la station IV. D'après nos observations il apparaît que le délai d'acclimatation est tel qu'il permet en moyenne une croissance de la carapace d'environ 3mm.

En saison humide, le recrutement étant tardif et le départ précoce, les crevettes ont atteint la taille de migration au terme de la phase d'accoutumance. Les quelques crevettes qui restent sont uniformément disséminées dans toute la zone de répartition.

En saison sèche, le recrutement ayant eu lieu à une petite taille, les crevettes ont le loisir de migrer dans tout l'estuaire au terme de la phase d'accoutumance. Le résultat de cette dissémination est que, à partir de la station IV, la taille des crevettes tend à augmenter quand on se dirige respectivement vers la limite amont de l'estuaire et vers l'embouchure. Les crevettes semblent alors avoir abandonné le comportement décrit par HUGHES (1969) chez les postlarves mais ne pas avoir encore acquis celui des crevettes plus âgées. La résultante des courants de marée et du courant de la rivière étant un courant dirigé vers l'aval les juvéniles de grande taille, bien qu'apparemment insensibles à la salinité puisqu'on les trouve dans tout l'estuaire, sont entraînés en plus grand nombre vers l'aval. Nous avons cependant vu le cas particulier de la station 8 située en amont de la station IV et signalé que c'est à cette station que les plus grandes crevettes ont été trouvées ; ce fait confirme que le facteur salinité ne joue alors aucun rôle dans la répartition des crevettes et il est probablement dû à la faiblesse du courant, ce qui permet aux crevettes qui pénètrent dans la boucle où est située la station de continuer à grandir sur place.

En conclusion, il semble que les mouvements des crevettes dans l'estuaire, et donc la répartition des tailles, résultent de leur comportement vis à vis du courant et de la salinité et que trois phases peuvent être observées.

1ère phase : les crevettes présentent le comportement

décrit par HUGHES (1969) chez les postlarves, ce qui leur permet de remonter plus ou moins loin dans l'estuaire et de se maintenir dans la zone où les dépenses d'énergie pour l'osmo-régulation sont minimales.

2ème phase : Les crevettes se sont habituées à une dessalure moyenne et peuvent dès lors supporter assez facilement des petites variations de salinité positives ou négatives. Elles abandonnent le comportement typique des postlarves et sont disséminées dans tout l'estuaire, aussi bien vers l'amont que vers l'aval quoique le courant résultant des courants de marée et du courant de la rivière tende à les entraîner en plus grand nombre vers l'aval.

3ème phase : les crevettes adoptent le comportement des juveniles décrit par HUGHES (1969) et toutes les crevettes descendent vers l'aval et quittent l'estuaire.

Dans la littérature il est rapporté que la taille des crevettes augmente de l'amont vers l'aval dans les estuaires et du rivage vers le centre dans les lagunes (WILLIAMS, 1955 ; DALL, 1958 ; TABB et al, 1962 ; GUNTER et al, 1964 ; SALOMAN, 1965 ; PARKER, 1970, RUELLO, 1973, GALOIS, 1975). Si nous considérons seulement la zone de répartition où l'abondance est maximale; c'est-à-dire la zone située en aval de la station IV, nos résultats corroborent ceux des autres auteurs ; mais si nous tenons compte des crevettes trouvées en amont de la station IV, le schéma de la répartition des tailles est un peu différent et nous conduit à penser qu'après une phase d'accoutumance et entre les tailles d'environ 25 à 70mm ($5 < L_c < 13$ mm) les crevettes sont très tolérantes vis-à-vis du facteur salinité et que la répartition des crevettes en nombre et en taille dépend principalement de la direction et de la force du courant.

b) Répartition des crevettes en fonction
de la taille en mer

En saison humide les crevettes, aussi bien mâles que femelles, tendent nettement à s'éloigner de la côte quand elles grandissent. Cette tendance est due à l'existence d'un gradient de salinités croissantes de la côte vers le large et traduit la préférence des crevettes plus âgées pour des eaux plus salées.

En saison sèche cette tendance est beaucoup moins nette chez les mâles et est même inversée chez les femelles. Nous pensons d'ailleurs que les résultats obtenus pour les mâles sont biaisés et que chez eux aussi les plus grands individus se sont rapprochés de la côte. Cette supposition est basée sur trois faits.

- L'histogramme de la fréquence des tailles pour les mâles en saison sèche se termine très abruptement du côté des grandes tailles, comme si la partie droite de l'histogramme manquait (fig. 38 B, P.122);
- En septembre-octobre-novembre nous avons capturé des femelles mûres de grande taille mais aucun mâle ;
- En saison sèche, la proportion des mâles tend à augmenter dans la zone intertidale.

Nous pensons donc que les mâles de grande taille se sont rapprochés de la côte à un tel point qu'ils n'ont pu être chalutés. Si notre hypothèse est exacte, la répartition des mâles et des femelles en fonction de la taille en saison sèche traduirait le fait que durant cette saison le gradient de salinité côte-large s'est annulé puis s'est inversé, la salinité devenant légèrement plus élevée près de la côte qu'au large.

La répartition des adultes en mer a été étudiée chez différentes espèces (BURKENROAD, 1939 ; LINDNER et ANDERSON, 1956 ; RENFRO et BRUSHER, 1964 ; COSTELLO et ALLEN, 1966 ; GEORGE et al, 1968 ; GARCIA, 1974). En général les crevettes tendent à gagner des eaux de plus en plus profondes quand la taille augmente. Cette migration est mise en rapport avec le fait que les crevette recherchent des eaux de plus en plus salées quand leur taille augmente. Il n'y a donc pas de contradiction entre nos résultats et ceux qui sont généralement rapportés dans la littérature.

4. CONCLUSION

En conclusion de cette étude, nous présenterons simplement un diagramme (fig. 39, p. 122) permettant de rendre compte très schématiquement des tailles saisonnières de migration d'un biotope à l'autre et un tableau (tableau 5) où sont notées les préférences de P. indicus en matière de température et de salinité, telles qu'elles ont paru se dégager de sa répartition spatio-temporelle aux différentes étapes de sa vie. Il faut bien se rendre compte cependant que l'observation d'un maximum d'individus, quel que soit le stade considéré en un endroit et à un moment donnés, dépend de nombreuses causes, présentes et antérieures et que seules des expériences en laboratoire permettraient de préciser les conditions optimales de température et de salinité pour chaque stade.

stades	zone où l'animal vit généralement	conditions hydrologiques favorables	
		température °C	salinité S‰
larves et postlarves	mer	28-31	30,5-35,5
postlarves et juvéniles	estuaire	29-33	10-30
subadultes	zone intertidale	27-33	30-34
adultes	mer	27-31	30,5-36

Tableau 5. Préférences de *P. indicus* aux différentes étapes de sa vie, en ce qui concerne la température et la salinité.

ÉTUDE DE LA REPRODUCTION

Nous nous proposons d'étudier la ou les périodes durant lesquelles la ponte est maximale. Le problème doit être étudié à deux niveaux: celui de l'individu et celui de la population. Au niveau de l'individu, l'intensité de la ponte dépendra de sa taille et des conditions du milieu plus ou moins favorables à la maturation des gonades. Au niveau de la population elle dépendra en outre du nombre de femelles.

Dans la littérature, il ne semble pas que la distinction soit faite entre ces deux niveaux ; du moins, il semble implicitement reconnu que les résultats au niveau de l'individu peuvent être appliqués sans aucune pondération à celui de la population. Ainsi les auteurs déterminent généralement la période de reproduction d'une espèce d'après le pourcentage de femelles mûres dans les captures ; le résultat n'est jamais pondéré par un coefficient d'abondance des femelles. Cette pondération pourrait certes être négligée si le nombre de femelles variait relativement peu au cours de l'année mais cette condition n'est jamais remplie chez les Pénéides côtiers des eaux tropicales, en particulier parce que la durée de vie effective, compte tenu de la pêche, est courte et ne dépasse qu'exceptionnellement un an.

Nous avons étudié la reproduction aux niveaux de l'individu et de la population. Au niveau de l'individu, l'étude a pour but de préciser les conditions du milieu qui sont favorables à la maturation des gonades ; à celui de la population elle est destinée à aider à la compréhension du cycle biologique au niveau du stock.

1. ETUDE DE LA REPRODUCTION AU NIVEAU DES INDIVIDUS

LAUBIER-BONICHON (1975) a constaté chez Penaeus Kerathurus que "soumises à des conditions expérimentales différentes, les femelles ont effectué une maturation normale et ont au même moment fourni des pontes". Elle conclut que "cette simultanéité témoigne d'un rythme interne" . Elle n'en a pas moins constaté que des différences quantitatives étaient observées en fonction des conditions expérimentales. C'est l'influence des facteurs écologiques externes sur la maturation des gonades que nous nous proposons d'étudier ici, en analysant les variations saisonnières du pourcentage des femelles mûres.

Nous ne devons tenir compte que des femelles adultes, c'est-à-dire qui ont une taille suffisante pour que les gonades soient susceptibles d'être mûres. Il nous faut tout d'abord déterminer les critères qui permettent de reconnaître une femelle mûre, c'est-à-dire sur le point de pondre.

1.1. Critères de maturité

KING (1948), se basant sur l'évolution des ovaires et celle des ovocytes, a décrit chez Penaeus setiferus cinq stades depuis le stade non développé jusqu'au stade d'après ponte. Ce travail a servi de base pour l'étude de la maturation

chez d'autres espèces, notamment chez P. indicus (SUBRAHMANYAM, 1965 ; RAO, 1968). Les caractères des ovaires et des ovocytes aux différents stades sont présentés dans le tableau 6.

Au cours de ce travail nous nous sommes référé à l'état de maturation des ovocytes. Lors de chaque sortie, les femelles des sous-échantillons dont $L_C > 27\text{mm}$ (taille à la première maturation) étaient conservées dans de l'eau de mer formolée et ramenées au laboratoire. Les gonades étaient prélevés et les ovocytes observés au binoculaire.

Pour chaque femelle une quinzaine d'ovocytes sont étudiés et classés en trois catégories d'après leur aspect : incolore, clair ou opaque. La correspondance entre la taille des ovocytes et leur opacité est la suivante :

- I : incolore ; diamètre inférieur à 0,120mm
- II : clair ; diamètre compris entre 0,120 et 0,260mm
- III : opaque ; diamètre supérieur à 0,260mm.

Lorsqu'il y avait deux groupes d'ovocytes de taille différente, seul celui dont la maturité était la plus avancée était pris en considération. Les femelles de la catégorie III étaient considérées comme mûres. Si on se réfère aux classifications de SUBRAHMANYAM (1965) et de RAO (1968) on constate que notre stade III correspond à leur stade IV.

1.2. Taille à la première maturation

Aux Indes MENON (1957) a rapporté que la plupart des individus appartenant à P. indicus n'étaient mûrs qu'à partir de 150mm. RAO (1968) a étudié la maturation en mesurant le diamètre des ovocytes et a établi que la taille théorique des femelles à la première maturation était 130mm ; la plus petite femelle mûre qu'il a réellement observée mesurait 134mm.

Stade	SUBRAHMANIAM	RAO
I imma- ture	Ovaires minces, non colo- rés, lisses. Ovocytes pe- tits, sans réserves, mesu- rant entre 0,019 et 0,058 mm de diamètre.	Ovaires fins, transparents non pigmentés et confinés à l'abdomen. Ovocytes à cytoplasme clair et noyau bien visible, dont le dia- mètre est inférieur à 0,080mm.
II	Ovaires plus grands, jaunâ- tres, d'aspect légèrement granulé. Ovocytes ovales mesurant 0,038x0,048 à 0,124x0,144mm, avec de fi- nes granulations de résér- ves.	Ovaires plus grands avec lobes antérieurs et médians bien développés ; jaunes à jaune-verts et visibles à travers la cuticule. Ovocy- tes contenant des granules opaques qui masquent en partie le noyau ; diamètre entre 0,08 et 0,24mm.
III	Ovaires plus grands, d'ap- parence granuleuse, pou- vant être vus à travers la cuticule. Ovocytes me- surant entre 0,050x0,058 et 0,192mm.	Ovaires verts bien visibles à travers la cuticule. Lo- bes antérieurs et médians bien développés. Ovocytes opaques mesurant entre 0,18 et 0,30mm.
IV mûr	Ovaires plus grands avec lobes bien développés dans la région céphalothoraci- que, de couleur sombre et facilement vus à travers la cuticule. Ovocytes me- surant entre 0,240 et 0,576mm de diamètre ; présence de corpuscules à la périphérie.	Ovaires vert-sombres et bi- en visibles à travers la cuticule. Ovocytes possé- dant des sortes de fibril- les qui irradiant vers la périphérie à partir de la région centrale opaque ; diamètre compris entre 0,22 et 0,38mm

V après ponte	Ovaires blanchâtres ; pas d'oeufs mûrs.	Ovaires ayant le même aspect qu'au stade I. Diamètre des ovocytes inférieur à 0,096mm.
---------------------	--	--

Tableau 6. Stades de maturation d'après SUBRAHMANYAM (1965)

A Madagascar, CHABANNE et PLANTE, 1969, signalent que la plus petite femelle présentant un signe de maturité certaine mesurait 126mm. Dans une étude ultérieure (1972) ils rapportent que la plus petite femelle mûre observée mesurait 110mm. Considérant les échantillons pour lesquels 20 % au moins des femelles étaient mûres, CHABANNE et PLANTE (1972) ont montré que jusqu'à la taille correspondant à $L_c = 35\text{mm}$ ($L = 152\text{mm}$), le nombre d'individus mûrs augmente régulièrement avec la taille (fig. 40, p.134). La taille à la première maturité, concluaient-ils, est très variable et se situe à environ $L_c = 30\text{mm}$ ($L = 130\text{mm}$).

Pour déterminer dans notre matériel la taille approximative à la première maturation nous avons étudié, à une époque où un pourcentage important de femelles était observé, la taille pour laquelle 50 % des femelles étaient mûres (fig. 41 p. 134). Elle correspond à $L_c = 27\text{mm}$ ($L = 125\text{mm}$) ; c'est la taille que nous retiendrons au cours de cette étude.

1.3. Conditions du milieu favorables à la maturation

Nous pourrions espérer déceler l'influence des facteurs externes sur la maturation des gonades en étudiant les variations saisonnières du pourcentage de femelles mûres parmi celles qui mesurent plus de 125mm. Il nous faut cependant tenir compte du fait que le pourcentage de femelles mûres augmente en

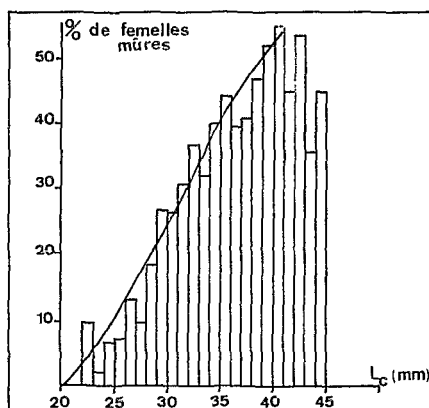


Fig. 40 - Pourcentage de femelles mûres par classe de 1 mm (échantillons ayant plus de 20 % de femelles mûres mélangés) d'après CHABANNE et PLANTE, 1972).

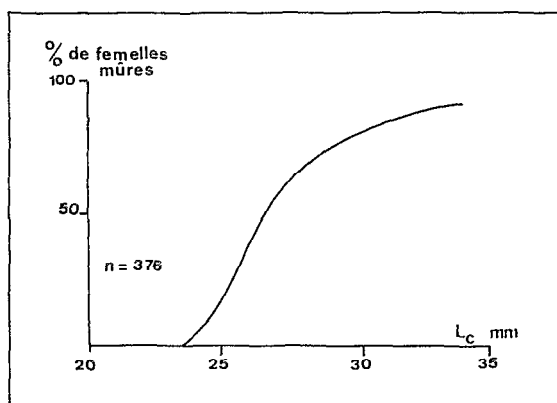


Fig. 41 - Pourcentage de femelles appartenant à la catégorie III (possédant des ovocytes dont le diamètre est supérieur à 0,260 mm et considérées comme mûres) en fonction de la longueur céphalothoracique, pendant une période favorable à la maturation des gonades.

fonction de la taille des crevettes et qu'il n'est malheureusement pas possible de déterminer l'influence respective de la taille et des conditions du milieu.

Nous avons donc procédé de la façon suivante. Nous avons étudié les variations du pourcentage qui seraient notées si l'influence du milieu était constamment identique tout au long de l'année et comparé ce schéma moyen avec les variations réellement observées.

CHABANNE et PLANTE (1972), nous l'avons vu, ont présenté un histogramme des pourcentages de femelles mûres en fonction de la taille en utilisant tous les échantillons d'une année où il y avait plus de 20 % de femelles mûres ; il intègre donc l'influence moyenne du milieu au cours d'une année et cette intégration est supposée bonne pour toutes les classes de taille. A partir de cet histogramme nous avons tracé une courbe à main levée (fig. 40, p.134) et nous avons noté, pour chaque date, le pourcentage de femelles mûres correspondant à la taille moyenne des adultes de plus de 125mm à cette date (tableau 7). La courbe tracée à partir de ces points est représentée dans la fig. 42A, p.136 (trait discontinu).

Sur la même figure nous avons représenté en trait plein les variations saisonnières du pourcentage de femelles mûres qui sont réellement observées.

La comparaison des deux courbes montre que trois périodes peuvent être distinguées (en juillet et août nous n'avons pas capturé de femelles).

- Première période : de septembre à décembre: anomalie positive;
- Deuxième période : de janvier à avril : le pourcentage observé correspond à peu près au pourcentage annuel ;
- Troisième période : mai-juin : anomalie négative.

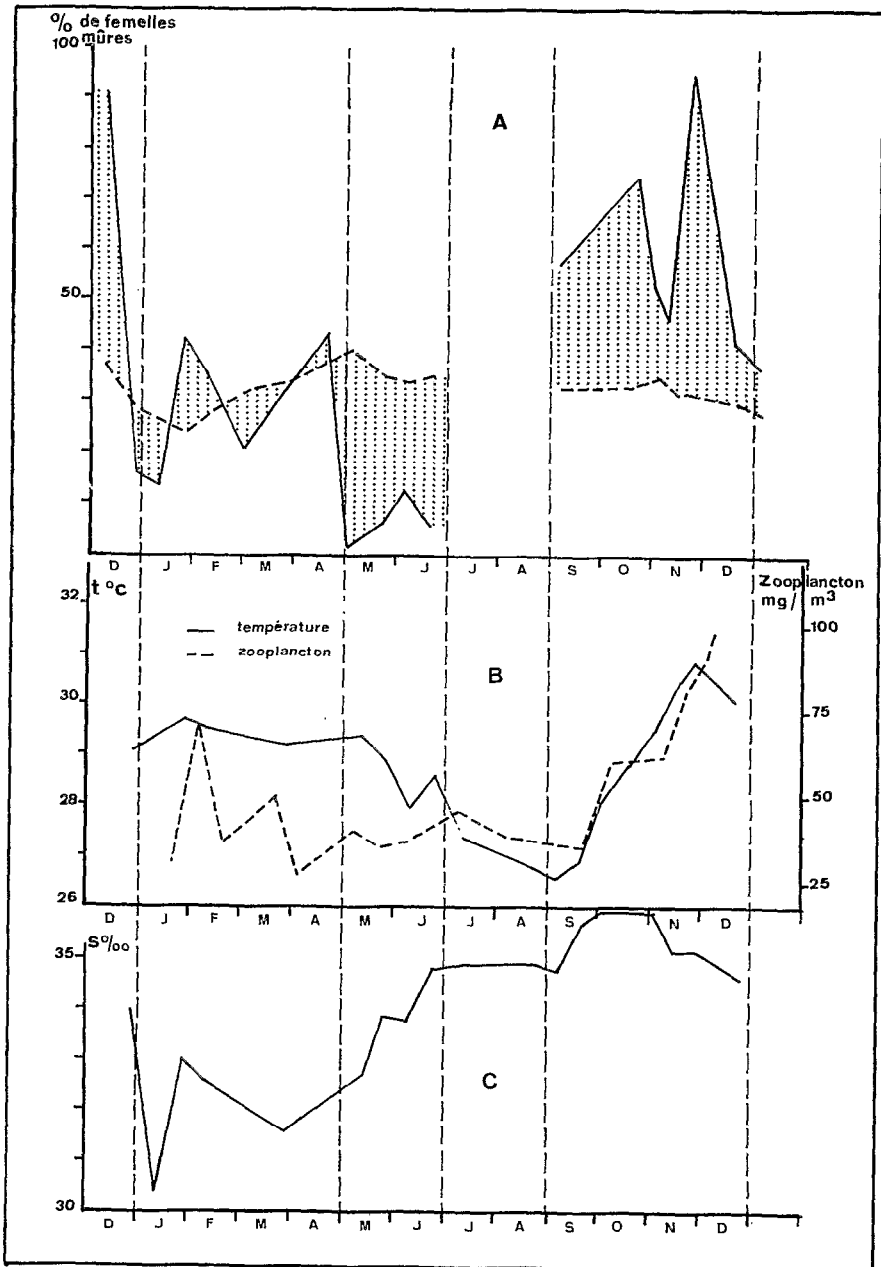


Fig. 42 - A) Variations saisonnières du pourcentage de femelles mûres observées (—) et de celui qu'il devrait y avoir en se basant uniquement sur la taille moyenne des femelles adultes (---) ; B) Variations saisonnières de la température et de la biomasse zooplanctonique ; C) Variations de la salinité.

Date	taille moyenne des femelles mesurant plus de 27mm(Lc)	pourcentage des femelles mûres en fonction de la taille
8-12-71	33,6	37
29-12	30,7	29
13-1-72	29,6	26
28-1	29	24
8-2	29,7	27
2-3	31,7	32
27-3	32,4	33
20-4	34	38
3-5	34,5	40
24-5	32,9	35
7-6	32,7	34
21-6	33	35
7-9	32,2	33
17-10	32,4	33
2-11	32,9	35
14-11	31,9	32
27-11	31,7	32
21-12	31	30
3-1-73	20,3	28

Tableau 7. Taille moyenne (L_c) des crevettes adultes à chaque date et pourcentage de femelles mûres qu'il devrait y avoir si l'influence était identique tout au long de l'année et si les variations du pourcentage dépendaient seulement de la taille des crevettes.

1.4. Discussion

On peut émettre l'hypothèse qu'entre septembre et décembre le pourcentage élevé de femelles mûres est dû à l'absence de facteurs déclenchant la ponte ; nous verrons en effet plus loin qu'en saison humide le facteur déclenchant semble être constitué par de fortes pluies. Nous ne pensons cependant pas que lorsque les oeufs sont arrivés à maturité la ponte puisse être retardée très longtemps.

Il semble plutôt que les conditions du milieu sont favorables à la maturation des gonades entre septembre et décembre, moyennes de janvier à avril et défavorables en mai-juin.

Quels sont les paramètres dont les variations peuvent expliquer ces trois périodes ? Nous disposons de mesures concomitantes pour trois facteurs d'environnement: la salinité, la température, le zooplancton. Nous allons étudier si, pour ces trois facteurs, les trois périodes distinguées ci-dessus correspondent à trois "saisons" bien individualisées.

a) Salinité (au niveau du fond, zone chalutable, fig. 42 C)

De septembre à décembre : la salinité augmente progressivement entre début septembre et début octobre, passant de 34,8 à 35,9 ‰, puis diminue ensuite jusqu'à 34,6‰.

De janvier à avril : la salinité est basse et fluctuante ; elle varie entre les limites de 33 et 30,5‰.

En mai-juin : la salinité augmente, passant d'environ 32,5 à 35‰.

Ainsi, les périodes moyennement et hautement favorables à la ponte correspondent à des saisons où la salinité est respectivement minimale et maximale alors que la période défavorable correspond à une saison où la salinité est moyenne.

b) Température (au niveau du fond, zone de chalutage, fig. 42)

De septembre à décembre : c'est une période durant laquelle la température augmente progressivement, passant de 26,6 à 30,9°C fin novembre ; elle diminue ensuite légèrement en décembre ;

De janvier à avril : la température est élevée et est comprise entre 29,1 et 29,7°C ;

En mai-juin : c'est une période de diminution progressive de la température qui tombe de 29,4 à environ 28°C.

3) Zooplancton (fig. 42 C, p.136 ; d'après PETIT et FRONTIER, 1971)

De mi-septembre à décembre la biomasse tend à augmenter, passant de 35 à 95mg de poids sec par m³ ;

De janvier à avril ; quoique subissant d'importantes variations, elle tend à diminuer, et fin avril elle est retombée à 30-35mg/m³ ;

En mai-juin elle se maintient à un niveau relativement bas : 35-40mg/m³.

En conclusion, les variations saisonnières de la salinité ne semblent pas influencer sur la maturation des gonades. En revanche, les trois périodes que nous avons mises en évidence en ce qui concerne cette maturation correspondent à trois saisons bien caractérisées si l'on considère les variations de la température et de la biomasse zooplanctonique.

La période favorable à la maturation des gonades (septembre à décembre) correspond à une saison durant laquelle la température et la biomasse zooplanctonique tendent à augmenter.

La période moyennement favorable (janvier à avril) correspond à une période durant laquelle la température est élevée et où la biomasse zooplanctonique tend à décroître.

La période défavorable à la maturation des gonades (mai-juin) correspond à une période où la température tend à décroître et où la biomasse zooplanctonique est relativement faible.

Les variations saisonnières du pourcentage de femelles mûres chez P. indicus ont été étudiées par plusieurs auteurs et il est intéressant de confronter les résultats obtenus.

A Madagascar, CROSNIER (1965), qui a étudié P. indicus en baie d'Ambaro de février à juin 1959 note : "l'examen des ovaires a montré que des pontes assez nombreuses ont dû avoir lieu en janvier-février. Mais en dehors de cette période, de nombreuses femelles matures ont été observées en avril et mai, ainsi qu'au début du mois de juin". Il conclut que "... la reproduction est très étalée avec vraisemblablement un ou plusieurs maximum d'indensité durant la saison chaude".

VINCENT-CUAZ (1964) a étudié des prélèvements effectués de janvier à septembre 1964 entre la baie de Narendry et le cap St André. Il a noté des pourcentages élevés de femelles mûres en mars et avril ; par contre, aucun développement gonadique n'a été observé en juillet-août-début septembre (quoiqu'un développement des gonades en direction céphalothoracique, lors des derniers prélèvements, lui fait penser à la proximité d'une période de ponte). Lors de chalutages effectués de mars à juillet 1966 entre la baie de Mahajamba et le cap Tanjoana, VINCENT-CUAZ (1967) trouve des pourcentages de femelles mûres élevés en mars mais également en juin et surtout juillet.

CHABANNE et PLANTE (1969), en baie d'Ambaro, entre mars 1965 et février 1967, ont noté des pourcentages élevés en septembre 1965 et novembre-décembre 1966 ; aucune femelle en voie de maturation n'a été observée durant les autres mois de l'année. En baie de Narendry CHABANNE et PLANTE (1972) ont prélevé des échantillons entre janvier et septembre 1969. Bien que des femelles mûres aient été trouvées pendant toute cette période, c'est en janvier et septembre que les pourcentages sont les plus importants.

Il ressort de ces travaux que des femelles mûres peuvent être capturées tout au long de l'année. Les résultats de CHABANNE et PLANTE (1969, 1972) sont les plus intéressants puisqu'ils correspondent à des observations portant sur une année entière ; ils montrent que les plus forts pourcentages de femelles mûres ont été trouvés entre septembre et janvier, c'est-à-dire pendant la période de réchauffement des eaux, ce qui correspond à ce que nous avons observé.

Sur la côte de l'Inde, dans la région de Bombay, SHAIKMAHMUD et TEMBE (1960) ont trouvé des femelles mûres en novembre et décembre. Dans la région de Cochin, PANIKKAR et MENON (1956) indiquent, sans les préciser, que différents faits semblent montrer qu'il y a deux périodes de reproduction, en octobre-novembre et mai-juin. P.V. RAO (1968) a trouvé des femelles mûres surtout entre octobre et avril. KURUP et RAO (1974) ont noté des pourcentages élevés de femelles mûres entre avril et juin et entre octobre et décembre. Tous ces résultats confirment l'observation de RAO (1968) selon laquelle les pourcentages de femelles mûres sont élevés en saison chaude, quand la température est supérieure à 25°C. Aucun auteur n'explique cependant pourquoi deux maxima sont parfois observés : l'un au début, l'autre en fin de saison chaude.

Sur la côte est de l'Inde, dans la région de Madras, SUBRAHMANYAM (1963) a trouvé des pourcentages élevés de femelles mûres entre juillet et septembre ; des maxima secondaires sont également observés en mars et mai. Le même auteur (1965) au cours d'une autre étude, a noté des pourcentages élevés entre juillet et octobre. Aucune corrélation n'est signalée avec les variations du milieu.

En conclusion, il apparaît indéniable qu'une température élevée favorise la maturation des gonades. En baie d'Ambaro, c'est d'ailleurs davantage l'élévation de la température qu'une température élevée qui est bénéfique. Il convient de noter que l'action de la température sur la maturation des gonades a été observée chez d'autres espèces (LINDNER et ANDERSON, 1956 ; INGLE et al, 1959 ; ELDRED et al, 1961 ; CUMMINGS, 1961 ; GARCIA, 1972).

Un autre facteur, qui n'est jamais évoqué dans la littérature mais qui, nous l'avons vu, joue peut-être un rôle important dans la maturation des gonades est la richesse trophique du milieu (7, cf p.143).

L'influence respective de la température et de la richesse trophique sur la maturation des gonades est difficile à évaluer en baie d'Ambaro car l'évolution des deux facteurs est plus ou moins concomitante. Nous avons cependant vu dans la première partie qu'un petit maximum trophique, consécutif à l'homogénéisation de la couche d'eau et à la remise en suspension des sels minéraux contenus dans les sédiments, était observé en saison fraîche. Il permet peut-être d'expliquer le maximum de juin-juillet noté par VINCENT-CUAZ (1967). Durant notre étude, nous n'avons pratiquement pas capturé de P. indicus en juillet-août ; il est cependant intéressant de signaler que deux des quatre femelles mesurant plus de 125mm capturées à cette époque étaient mûres.

Sur la côte sud-ouest de l'Inde, les conditions sont plus favorable pour étudier l'influence respective des deux

(7) Nous avons déjà souligné le rôle de ce facteur dans une précédente étude (LE RESTE, 1973) mais en lui accordant probablement une trop grande importance. Nos conclusion étaient basées sur l'étude des variations d'abondance des larves. Or, celle-ci ne dépend pas seulement des conditions plus ou moins favorables à la maturation des gonades mais également de la

facteurs car la saison chaude est décalée par rapport à la saison des pluies. La période de réchauffement de l'eau se situe entre septembre et décembre (RAO, 1968) ; les plus fortes pluies, qui accompagnent la mousson de Sud-Ouest et la dessalure de surface-donc les apports trophiques - qui s'ensuivent sont observées en mai-juin-juillet (GEORGE et KARTHA, 1963). Il est donc possible que le pourcentage élevé de femelles mûres observé par tous les auteurs entre octobre et décembre soit imputable essentiellement à l'augmentation de la température de l'eau et que celui observé en mai-juin (PANIKAR et MENON, 1956, KURUP et RAO, 1974) soit dû surtout aux apports trophiques. Cependant, là encore, les deux facteurs ne peuvent être totalement dissociés. En effet une augmentation de la température, en activant la dégradation des débris végétaux, entraîne une eutrophication du milieu ; d'autre part, en mai-juin, la température est encore relativement élevée puisque supérieure à 25°C.

En conclusion, la maturation des gonades, chez P. indicus, est essentiellement observée en début de saison chaude, lorsque la température augmente ; la température agit probablement directement en activant les processus physiologiques et indirectement en provoquant l'eutrophication du milieu. Si la température reste suffisamment élevée (supérieure à 25°C ?), la maturation peut être favorisée, mais à un degré moindre semble-t-il, par un enrichissement trophique du milieu provoqué par d'autres causes que l'élévation de la température : apports terrigènes, remise en suspension du sédiment etc...

(7 suite) taille et du nombre des femelles. Pour les mêmes raisons nous pensons que JONES et al (1970) n'étaient pas en droit de tirer des conclusions quant à l'influence de la température sur la reproduction de P. duorarum à partir de leurs observations sur les variations saisonnières d'abondance des larves.

2. ETUDE DE LA REPRODUCTION AU NIVEAU DE LA POPULATION

Deux méthodes peuvent être envisagées pour évaluer l'intensité de la ponte à l'échelle de la population, à un moment donné. La première consiste à déterminer, avant que les oeufs ne soient pondus, la fécondité totale des femelles (nombre d'oeufs mûrs que contiennent les ovaires) sur le point de pondre. La deuxième consiste, après la ponte, à déterminer la quantité d'oeufs qui ont été libérés ou plutôt, pour des raisons de commodité, la quantité de larves après l'éclosion des oeufs. Nous avons utilisé les deux méthodes.

2.1. Variations saisonnières de la fécondité totale

La fécondité totale de la population à un moment donné est égale à la somme des fécondités de chaque femelle mûre. RAO (1968) a trouvé que la fécondité d'une femelle mûre est liée à sa taille par l'équation suivante

$$\log F = -8,1277 + 6,0808 \log L$$

où F est la fécondité et L la longueur totale en mm.

Pour simplifier nous avons supposé que toutes les crevettes susceptibles d'être mûres, c'est-à-dire mesurant plus de 125mm, avaient une taille identique et égale à la moyenne des tailles des femelles mesurant plus de 125mm et avons calculé la fécondité correspondante (F_m) à l'aide de l'équation de RAO.

Il n'est pas possible de connaître, à une date donnée le nombre de femelles mûres. Nous avons simplement cherché à connaître les variations saisonnières d'abondance des femelles mûres dans les captures de la pêche industrielle.

Les résultats ont été regroupés par quinzaine et nous avons supposé que pendant chaque quinzaine la structure de la

population, connue par nos échantillonnages, ne variait pas ; lorsque les données faisaient défaut pour une quinzaine, nous avons utilisé celles de l'autre quinzaine, du même mois. Le nombre de femelles mûres dans les captures de la pêcherie industrielle, chaque quinzaine, est alors

$$N = n \times t \times \frac{P_1}{P_2}$$

où n = nombre de femelles mesurant plus de 125mm dans nos échantillons :

t = pourcentage de femelles mûres dans nos échantillons ;

P_1 = poids de notre échantillon ;

P_2 = poids total des captures des chalutiers.

Pour chaque quinzaine la fécondité totale F_t est alors égale au produit $F_m \times N$

Les données utilisées pour chaque quinzaine sont présentées dans le tableau 8. Les variations saisonnières de la fécondité totale sont présentées dans la fig. 43, p.146.

Il y a deux périodes de ponte : la première, très prépondérante, de février à juin , avec deux maxima en mars et avril ; la seconde, beaucoup moins importante, de septembre à décembre avec un maximum en novembre.

2.2. Variations saisonnières du nombre de protozoés dans le plancton

Entre novembre 1968 et décembre 1969, 44 stations ont été occupées à 19 reprises. Nous avons expliqué, dans la deuxième partie de ce travail, comment était calculée l'abondance des larves pour l'ensemble de la baie à chaque date.

Les variations saisonnières d'abondance ont été cal-

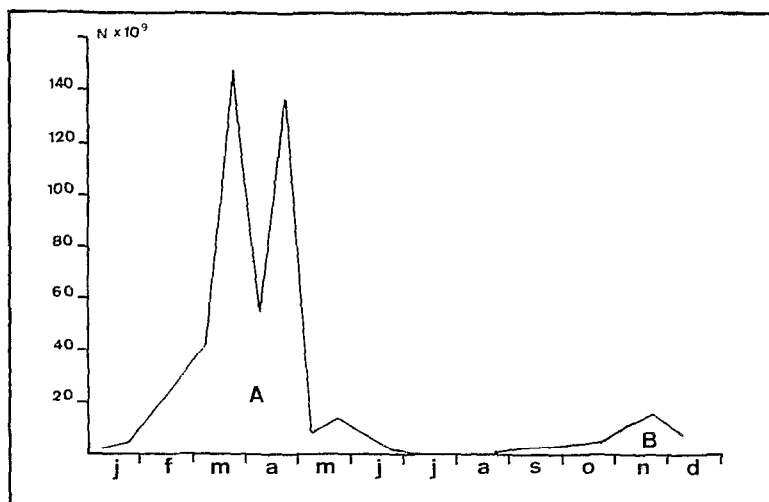


Fig. 43 - Variations saisonnières de la fécondité (oeufs mûrs dans les ovaires) totale de la population dans la zone de Nosy-Bé.

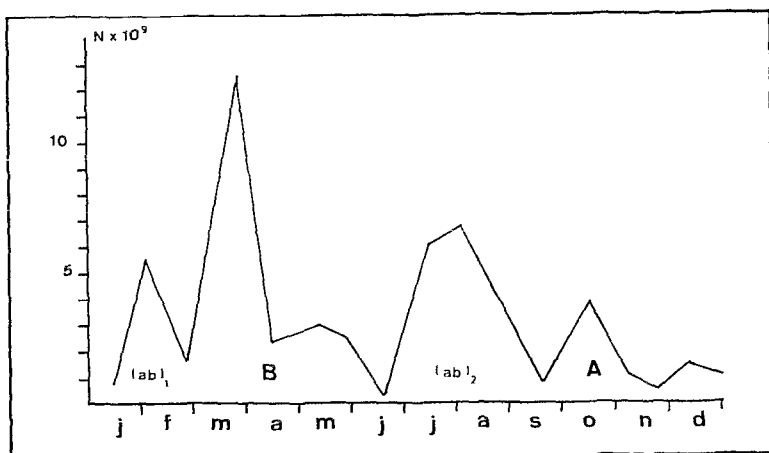


Fig. 44 - Variations saisonnières du nombre de protozoés en baie d'Ambaro.

temps	L mm	$F_m (10^3)$	n	t	P_1 Kg	P_2 tonnes	$F_t (10^9)$
J 1	133,8	63,5	94	14	8,3	15,4	1,56
2	132	58,5	72	42	8,5	24,5	5,08
F 1	134,1	64,4	108	36	8,3	56,9	17,28
2						91,6	27,80
M 1	141,8	90,4	286	21	16	125,7	42,75
2	143,8	98,5	7	29	0,1	112,5	149,62
A 1						54,3	54,47
2	148	117,3	568	44	29,2	134,5	135
M 1	150	127,2	275	2	16,4	180,1	7,70
2	144,8	102,7	13	7	0,7	115,1	14,71
J 1	144,4	101	311	13	12,5	26,7	8,72
2	145	103,5	20	6	0,8	13,9	2,16
J 1			0		0		0
2			0		0		0
A 1			0		0		0
2			0		0		0
S 1	143,4	96,8	99	58	2,8	1,5	3,02
2						1,2	2,43
O 1						1,4	4,17
2	143,8	98,4	171	75	4,4	1,5	4,34
N 1	143,7	98,1	607	50	15	5,4	10,74
2	141,8	90,4	520	96	12,8	4,1	14,40
D 1	139	80,1	137	42	5,8	11,3	8,89

Tableau 8. Données utilisées pour calculer les variations saisonnières de la fécondité au niveau de la population; pour connaître la signification des abréviations, cf dans le texte, p.145.

culées séparément pour les protozoés, les mysis et les post-larves. Puisque c'est l'abondance des protozoés, à défaut de celle des oeufs ou des nauplii, qui peut le mieux refléter l'intensité de la ponte (à 28-29°C, en laboratoire, la première protozoé apparaît 50 à 55 heures après la ponte : COURTIES, 1976) ce sont les variations saisonnières de ce stade que nous étudions ici. Les résultats sont représentés dans la fig. 44, p.146. Il y a plusieurs pontes, qui peuvent être regroupées en quatre périodes : Janvier-février ; mars à mai, avec un maximum en mars-avril ; juillet-août ; octobre-novembre ; la signification des lettres portées sur les courbes sera explicitée au chapitre 7.

2.3. Discussion

a) les deux méthodes s'accordent pour montrer l'existence d'une période principale de ponte entre mars et juin, avec un maximum en mars-avril. Ce maximum est dû au fait que les femelles adultes sont extrêmement abondantes à cette époque.

b) les deux méthodes s'accordent également pour montrer l'existence d'une période de ponte entre septembre et décembre avec un maximum en octobre-novembre. A cette époque nous l'avons vu, les conditions sont extrêmement favorables à la maturation des gonades.

c) les deux méthodes ne s'accordent pas, en revanche sur l'importance et même l'existence des périodes de ponte de janvier-février et juillet-août. Les deux apparaissent nettement avec la deuxième méthode alors qu'avec la première la période de janvier-février n'est pas individualisée et celle de juillet-août est totalement invisible.

S'il n'y a pas de pontes en janvier-février et juillet-août il faudrait en conclure que les protozoés récoltées à ces époques n'appartiennent pas à l'espèce P.indicus mais plutôt à P.semisulcatus. Cependant, même si nous avons pris en compte de nombreuses larves de P. semisulcatus, une partie des protozoés au moins appartient à l'espèce P.indicus. En effet nous verrons au chapitre suivant qu'une quantité importante de postlarves et de juvéniles appartenant indéniablement à cette dernière espèce sont trouvées dans l'estuaire en janvier-février et juillet-août. Comment expliquer alors que ces périodes de ponte apparaissent peu ou pas du tout lorsqu'on ne tient compte que des femelles mûres ? L'hypothèse qui nous paraît la plus vraisemblable est la suivante.

P.indicus est une espèce grégaire (les pêcheurs l'appellent pour cette raison "crevette de tas"). Aussi, lorsque la population est peu abondante, et c'était probablement le cas en janvier-février et juillet-août, il y a de fortes chances pour que le chalut ne traverse pas les essaims qui sont de petite taille et peu nombreux. L'échantillonnage des larves est plus facile car il y a une certaine dissémination à partir du point de ponte (circulation estuaire ou anti estuaire, courants de marée, courants de vent) et avec un quadrillage très serré comme celui qui a été réalisé en baie d'Ambaro il y a de fortes chances pour qu'une ponte, même d'importance secondaire, ne passe pas inaperçue.

En conclusion, nous pensons qu'il y a eu deux périodes de ponte principales de mars à juin, avec un maximum en mars-avril, et de septembre à décembre, avec un maximum en octobre-novembre; la première de ces périodes est nettement plus importante. La première période est due à la conjugaison d'un grand nombre de femelles adultes et de conditions moyennement favorables à la maturation des gonades; La seconde à la conjugaison

d'un nombre relativement modeste de femelles adultes et de conditions très favorables à la maturation des gonades. Il a dû y avoir en outre deux périodes de ponte secondaires en janvier-février et juillet-août.

Sur la courbe d'abondance des protozoés (fig. 44, p. 146) nous avons désigné par A la période de ponte de septembre à décembre, par B celle de mars à juin, par $(ab)_1$, celle de janvier-février, par $(ab)_2$ celle de juillet-août. Sur la courbe de la variation de la fécondité totale (fig. 43, p.146) nous avons désigné par A la période de fécondité de mars à juin et par B celle de septembre à décembre. La signification de ces désignations sera explicitée au chapitre 7.

Il est intéressant de comparer les variations de la ponte au niveau des individus et au niveau de la population (fig. 42 A, p.136 et 43-44, p.146). Au niveau des individus le maximum est observé de septembre à décembre alors qu'à celui de la population il est noté en mars-avril ; cinq mois environ séparent donc les centres des deux périodes.

L'étude de la reproduction au niveau de la population a rarement été faite. Les auteurs qui ont étudié les femelles se sont contentés de déterminer la période où le pourcentage de femelles mûres était maximal et l'ont appelée période de ponte ou de reproduction en langue française, "breeding season" ou "spawing season" en langue anglaise. En fait, dans tous ces cas la reproduction a été étudiée au niveau des individus puisqu'il n'a pas été tenu compte de l'abondance des femelles. Dans quelques rares cas la période de reproduction à l'échelle de la population a été déterminée par l'étude des variations saisonniè-

res de l'abondance des larves dans le plancton (8). Pour quelques espèces on dispose ainsi de résultats sur la reproduction aux deux niveaux et il est intéressant de les comparer.

Chez Penaeus setiferus, au Texas, des pourcentages élevés de femelles mûres sont trouvés entre avril et septembre (LINDNER et ANDERSON, 1956) ; TEMPLE et FISHER (1968) ont noté un maximum d'abondance larvaire entre mai et novembre.

Chez Penaeus aztecus, toujours au Texas, les pourcentages élevés de femelles mûres sont observés entre avril et mai et de septembre à novembre (RENFRO et BRUSHER, 1964) alors qu'une seule période d'abondance larvaire a été notée, de septembre à décembre (TEMPLE ET FISHER, 1968).

Chez Penaeus duorarum, en Floride, les plus forts pourcentages de femelles mûres ont été observés entre avril et juillet (CUMMINGS, 1961) alors que les larves sont trouvées du printemps à l'automne (MUNRO et al, 1968), le maximum se situant, d'après les graphiques que présentent les auteurs, entre juillet et octobre.

Ainsi, si les deux périodes coïncident à peu près dans le cas de P. setiferus, on constate qu'il n'en va pas de même chez les deux autres espèces. Cela est peut-être dû à des erreurs d'échantillonnage, les auteurs ayant eu en particulier comme nous des difficultés pour déterminer les larves au niveau de l'espèce ; mais il est également possible que la période où

(8) Ces quelques études ont été faites aux Etats Unis. Les mêmes expressions de "breeding season" et de "spawning season", sans autre précision, sont encore utilisées pour désigner ces périodes ce qui accrédite l'idée que la reproduction au niveau de l'individu et celle au niveau de la population sont implicitement confondues.

les conditions sont les plus favorables à la maturation des gonades soit décalée par rapport à celle où les femelles sont les plus abondantes.

3. ETUDE DU DECLENCHEMENT DE LA PONTE

Pendant la saison humide, nous avons pu mettre en évidence un synchronisme entre les maxima de ponte, les maxima de la biomasse zooplanctonique et la pluviosité (fig. 45 p.154). Il ne nous est pas possible de dire de quelle manière la pluie peut avoir agi sur le déclenchement de la ponte. Peut-être est-elle provoquée directement par la dessalure, peut-être par les poussées phyto et zooplanctoniques consécutives à l'apport de sels nutritifs. Quoiqu'il en soit, ce mécanisme permet de libérer les oeufs à un moment extrêmement favorable. Les protozoés disposent d'un phytoplancton abondant, tout en n'étant pas la proie des autres composants du zooplancton qui sont alors essentiellement phytophages (FRONTIER, 1975) ; quant aux mysis et aux postlarves, elles disposent en outre d'un zooplancton composé d'une grande quantité de petites formes.

4. NOMBRE ET FREQUENCE DES PONTES CHEZ UNE FEMELLE

Le problème est de connaître combien de fois une femelle peut pondre au cours de sa vie et l'intervalle de temps séparant deux pontes.

Les ovaires contiennent souvent, à côté d'oeufs mûrs, des ovocytes de petite taille, ce qui permet d'affirmer qu'il peut y avoir au moins deux pontes. RAO (1968) a trouvé que chez P. indicus, aux Indes, entre juin-août et janvier-février, les femelles passent de 16-17 à 18-19cm et qu'entre temps elles ont

pondu trois fois. Il pense qu'avant d'avoir atteint 16cm les crevettes ont déjà pondu deux fois ce qui fait qu'au total chaque crevette pourrait pondre cinq fois dans sa vie. Les pontes seraient séparées par des intervalles de deux mois.

En baie d'Ambaro on trouve très peu de crevettes mesurant plus de 16 cm (fig. 35, p.106). Si on admet l'hypothèse de RAO la plupart des crevettes ne pondraient donc pas plus de deux fois dans leur vie, les deux pontes pouvant se situer soit à l'intérieur d'une même période de ponte principale, soit l'une à l'intérieur d'une période de reproduction principale et l'autre à l'intérieur d'une période de reproduction secondaire.

5. CONCLUSION

Au terme de cette étude, il apparaît que le cycle annuel de la reproduction, au niveau de la population, résulte de la combinaison de deux types de facteurs. Les premiers tiennent aux variations saisonnières de la structure (distribution des tailles et abondance) de la population ; celle-ci dépend de l'importance de la ponte d'origine et des conditions du milieu, plus ou moins favorables selon les périodes de l'année, que rencontrent les crevettes au cours de leur croissance. Nous ne sommes pas en mesure, à ce stade de notre travail, d'analyser les variations de cette structure. Nous pouvons simplement constater que, bien que des femelles ayant la taille de reproduction soient trouvées en différentes périodes de l'année, c'est entre février et mai que la structure de la population est la plus favorable à des pontes importantes. Les seconds facteurs agissent sur la maturation des gonades. Les conditions les plus favorables sont rencontrées en fin de saison fraîche et début de saison chaude, entre septembre et décembre, lorsque la température et la richesse trophique du milieu augmentent.

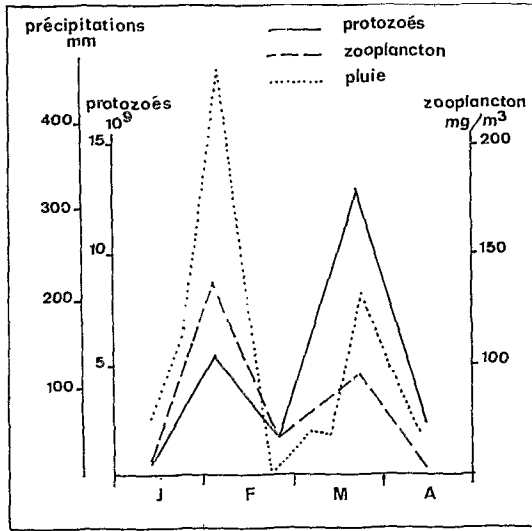


Fig. 45 - Variations saisonnières de l'abondance des protozoés de *P. indicus*, de la biomasse zooplanctonique dans la zone 0-10 m (d'après PETIT et FRONTIER, 1971) et de la pluviométrie en baie d'Ambaro, pendant la saison humide, en 1969.

ÉTUDE DES VARIATIONS SAISONNIÈRES D'ABONDANCE DANS LES DIFFÉRENTS BIOTOPES

Les variations saisonnières d'abondance dans les différents biotopes dépendent en premier lieu des variations de la reproduction, mais elles dépendent aussi des fluctuations des facteurs externes susceptibles de modifier la mortalité : ceux liés aux conditions du milieu et ceux liés à la pêche. Dans la suite de notre étude nous essaierons d'analyser d'une manière aussi précise que possible l'influence des uns et des autres. Nous voulons simplement présenter dans ce chapitre les variations saisonnières d'abondance dans chaque biotope que traversent les crevettes au cours de leur cycle de vie et en tirer les premières conclusions. Les variations d'abondance des protozoés ayant déjà été vues au chapitre précédent, nous poursuivrons ici par celles des postlarves en mer.

1. POSTLARVES EN MER

Nous tenons compte pour cette étude des échantillonnages effectués avec la luge à plancton. Les variations saisonnières sont représentées dans la fig. 46, p. 157. Il existe une

période d'abondance en mars-avril-mai, avec un maximum en mars, et deux périodes d'abondance secondaire en août et en octobre-novembre.

2. JUVENILES DANS L'ESTUAIRE

Nous avons tenu compte de tous les échantillons prélevés pendant 2 ans½ dans la zone située en aval de la station IV. Les variations saisonnières sont plus ou moins parallèles d'une année sur l'autre (fig. 47 A, p.157) et pour en avoir une idée plus synthétique nous avons regroupé les résultats par mois dans une seule année fictive (fig. 47 B, p.157). Des crevettes sont capturées toute l'année mais en plus grande abondance cependant en mai. On notera les maxima de janvier et de juillet-août qui confirment les résultats trouvés avec les protozoés au chapitre précédent.

3. SUBADULTES DANS LA ZONE INTERTIDALE

Nous avons regroupé dans la fig. 48, p.158, les variations saisonnières de captures dans la pêche artisanale entre 1970 et 1974. On note une saison de pêche bien individualisée entre mars et août, avec des captures maximales entré.. avril et juin. Une légère augmentation des captures est par ailleurs enregistrée en décembre-janvier.

4. ADULTES EN MER

Les résultats que nous présentons sont empruntés à MARCILLE ET STEQUERT (1974). Ils concernent les variations saisonnières des captures dans la pêche industrielle de 1971 à 1973 (fig.49, p.158). La saison de pêche est bien déli-

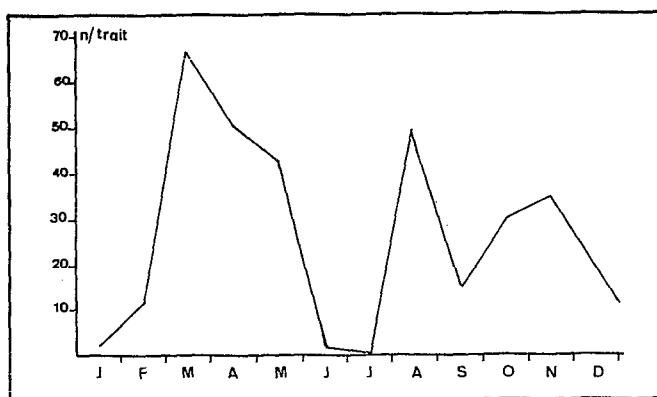


Fig. 46 - Variations saisonnières d'abondance des postlarves capturées en mer avec la luge à plancton.

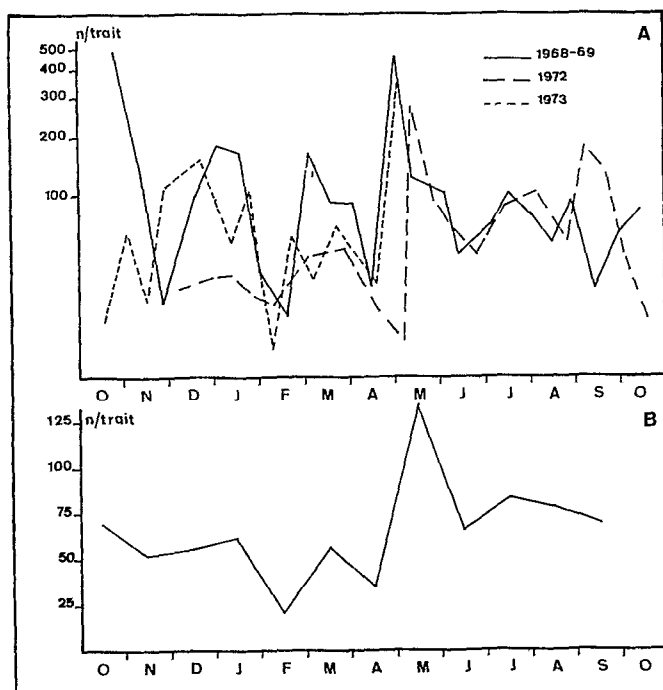


Fig. 47 - Variations saisonnières d'abondance des jeunes crevettes dans l'estuaire de l'Ambazoana
A) variations observées durant trois années ;
B) variations moyennes au cours d'une année.

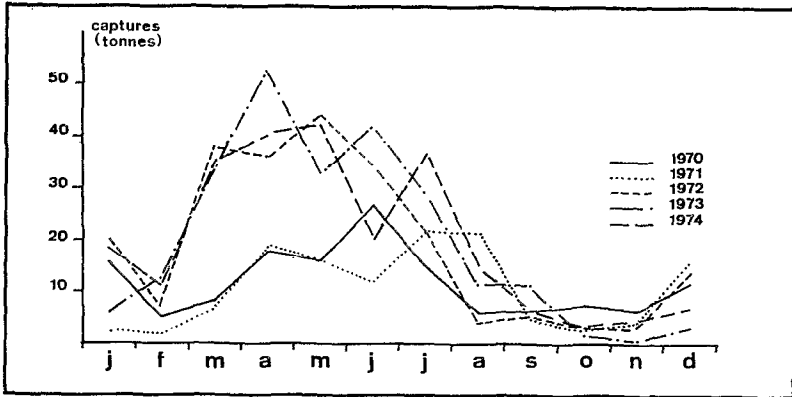


Fig. 48 - Variations saisonnières des captures entre 1970 et 1974 dans la pêche artisanale (zone de Nosy-Bé).

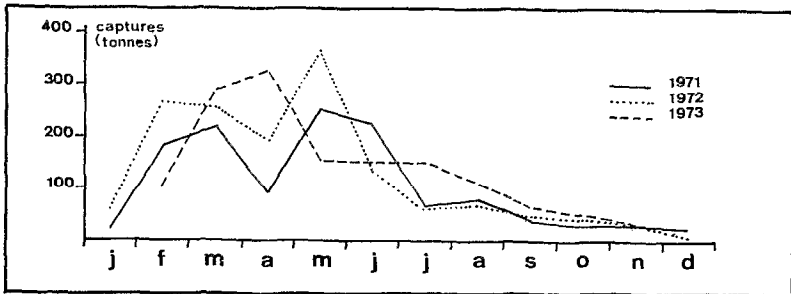


Fig. 49 - Variations saisonnières des captures dans la pêche industrielle de 1971 à 1973 (zone de Nosy-Bé), d'après MARCILLE et STEQUERT, 1974.

res de l'abondance des larves dans le plancton (8). Pour quelques espèces on dispose ainsi de résultats sur la reproduction aux deux niveaux et il est intéressant de les comparer.

Chez Penaeus setiferus, au Texas, des pourcentages élevés de femelles mûres sont trouvés entre avril et septembre (LINDNER et ANDERSON, 1956) ; TEMPLE et FISHER (1968) ont noté un maximum d'abondance larvaire entre mai et novembre.

Chez Penaeus aztecus, toujours au Texas, les pourcentages élevés de femelles mûres sont observés entre avril et mai et de septembre à novembre (RENFRO et BRUSHER, 1964) alors qu'une seule période d'abondance larvaire a été notée, de septembre à décembre (TEMPLE ET FISHER, 1968).

Chez Penaeus duorarum, en Floride, les plus forts pourcentages de femelles mûres ont été observés entre avril et juillet (CUMMINGS, 1961) alors que les larves sont trouvées du printemps à l'automne (MUNRO et al, 1968), le maximum se situant, d'après les graphiques que présentent les auteurs, entre juillet et octobre.

Ainsi, si les deux périodes coïncident à peu près dans le cas de P. setiferus, on constate qu'il n'en va pas de même chez les deux autres espèces. Cela est peut-être dû à des erreurs d'échantillonnage, les auteurs ayant eu en particulier comme nous des difficultés pour déterminer les larves au niveau de l'espèce ; mais il est également possible que la période où

(8) Ces quelques études ont été faites aux Etats Unis. Les mêmes expressions de "breeding season" et de "spawning season", sans autre précision, sont encore utilisées pour désigner ces périodes ce qui accrédite l'idée que la reproduction au niveau de l'individu et celle au niveau de la population sont implicitement confondues.

les conditions sont les plus favorables à la maturation des gonades soit décalée par rapport à celle où les femelles sont les plus abondantes.

3. ETUDE DU DECLENCHEMENT DE LA PONTE

Pendant la saison humide, nous avons pu mettre en évidence un synchronisme entre les maxima de ponte, les maxima de la biomasse zooplanctonique et la pluviosité (fig. 45 p.154). Il ne nous est pas possible de dire de quelle manière la pluie peut avoir agi sur le déclenchement de la ponte. Peut-être est-elle provoquée directement par la dessalure, peut-être par les poussées phyto et zooplanctoniques consécutives à l'apport de sels nutritifs. Quoiqu'il en soit, ce mécanisme permet de libérer les oeufs à un moment extrêmement favorable. Les protozoés disposent d'un phytoplancton abondant, tout en n'étant pas la proie des autres composants du zooplancton qui sont alors essentiellement phytophages (FRONTIER, 1975) ; quant aux mysis et aux postlarves, elles disposent en outre d'un zooplancton composé d'une grande quantité de petites formes.

4. NOMBRE ET FREQUENCE DES PONTES CHEZ UNE FEMELLE

Le problème est de connaître combien de fois une femelle peut pondre au cours de sa vie et l'intervalle de temps séparant deux pontes.

Les ovaires contiennent souvent, à côté d'oeufs mûrs, des ovocytes de petite taille, ce qui permet d'affirmer qu'il peut y avoir au moins deux pontes. RAO (1968) a trouvé que chez P. indicus, aux Indes, entre juin-août et janvier-février, les femelles passent de 16-17 à 18-19cm et qu'entre temps elles ont

pondu trois fois. Il pense qu'avant d'avoir atteint 16cm les crevettes ont déjà pondu deux fois ce qui fait qu'au total chaque crevette pourrait pondre cinq fois dans sa vie. Les pontes seraient séparées par des intervalles de deux mois.

En baie d'Ambaro on trouve très peu de crevettes mesurant plus de 16 cm (fig. 35, p.106). Si on admet l'hypothèse de RAO la plupart des crevettes ne pondraient donc pas plus de deux fois dans leur vie, les deux pontes pouvant se situer soit à l'intérieur d'une même période de ponte principale, soit l'une à l'intérieur d'une période de reproduction principale et l'autre à l'intérieur d'une période de reproduction secondaire.

5. CONCLUSION

Au terme de cette étude, il apparaît que le cycle annuel de la reproduction, au niveau de la population, résulte de la combinaison de deux types de facteurs. Les premiers tiennent aux variations saisonnières de la structure (distribution des tailles et abondance) de la population ; celle-ci dépend de l'importance de la ponte d'origine et des conditions du milieu, plus ou moins favorables selon les périodes de l'année, que rencontrent les crevettes au cours de leur croissance. Nous ne sommes pas en mesure, à ce stade de notre travail, d'analyser les variations de cette structure. Nous pouvons simplement constater que, bien que des femelles ayant la taille de reproduction soient trouvées en différentes périodes de l'année, c'est entre février et mai que la structure de la population est la plus favorable à des pontes importantes. Les seconds facteurs agissent sur la maturation des gonades. Les conditions les plus favorables sont rencontrées en fin de saison fraîche et début de saison chaude, entre septembre et décembre, lorsque la température et la richesse trophique du milieu augmentent.

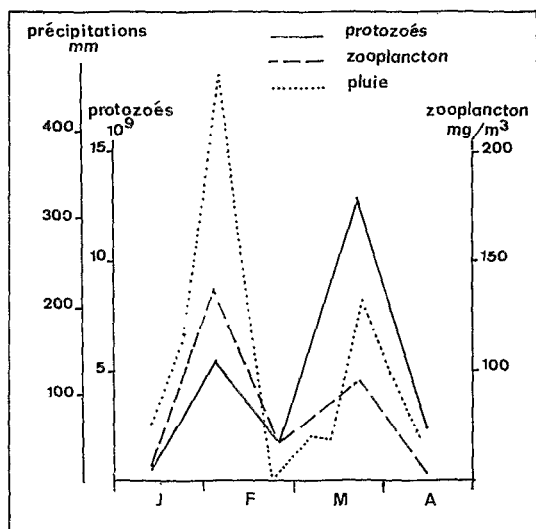


Fig. 45 - Variations saisonnières de l'abondance des protozoés de *P. indicus*, de la biomasse zooplanctonique dans la zone 0-10 m (d'après PETIT et FRONTIER, 1971) et de la pluviométrie en baie d'Ambaro, pendant la saison humide, en 1969.

ÉTUDE DES VARIATIONS SAISONNIÈRES D'ABONDANCE DANS LES DIFFÉRENTS BIOTOPES

Les variations saisonnières d'abondance dans les différents biotopes dépendent en premier lieu des variations de la reproduction, mais elles dépendent aussi des fluctuations des facteurs externes susceptibles de modifier la mortalité : ceux liés aux conditions du milieu et ceux liés à la pêche. Dans la suite de notre étude nous essaierons d'analyser d'une manière aussi précise que possible l'influence des uns et des autres. Nous voulons simplement présenter dans ce chapitre les variations saisonnières d'abondance dans chaque biotope que traversent les crevettes au cours de leur cycle de vie et en tirer les premières conclusions. Les variations d'abondance des protozoés ayant déjà été vues au chapitre précédent, nous poursuivrons ici par celles des postlarves en mer.

1. POSTLARVES EN MER

Nous tenons compte pour cette étude des échantillonnages effectués avec la luge à plancton. Les variations saisonnières sont représentées dans la fig. 46, p. 157. Il existe une

période d'abondance en mars-avril-mai, avec un maximum en mars, et deux périodes d'abondance secondaire en août et en octobre-novembre.

2. JUVENILES DANS L'ESTUAIRE

Nous avons tenu compte de tous les échantillons prélevés pendant 2 ans $\frac{1}{2}$ dans la zone située en aval de la station IV. Les variations saisonnières sont plus ou moins parallèles d'une année sur l'autre (fig. 47 A, p.157) et pour en avoir une idée plus synthétique nous avons regroupé les résultats par mois dans une seule année fictive (fig. 47 B, p.157). Des crevettes sont capturées toute l'année mais en plus grande abondance cependant en mai. On notera les maxima de janvier et de juillet-août qui confirment les résultats trouvés avec les protozoés au chapitre précédent.

3. SUBADULTES DANS LA ZONE INTERTIDALE

Nous avons regroupé dans la fig. 48, p.158, les variations saisonnières de captures dans la pêcherie artisanale entre 1970 et 1974. On note une saison de pêche bien individualisée entre mars et août, avec des captures maximales entré avril et juin. Une légère augmentation des captures est par ailleurs enregistrée en décembre-janvier.

4. ADULTES EN MER

Les résultats que nous présentons sont empruntés à MARCILLE ET STEQUERT (1974). Ils concernent les variations saisonnières des captures dans la pêcherie industrielle de 1971 à 1973 (fig.49, p.158). La saison de pêche est bien déli-

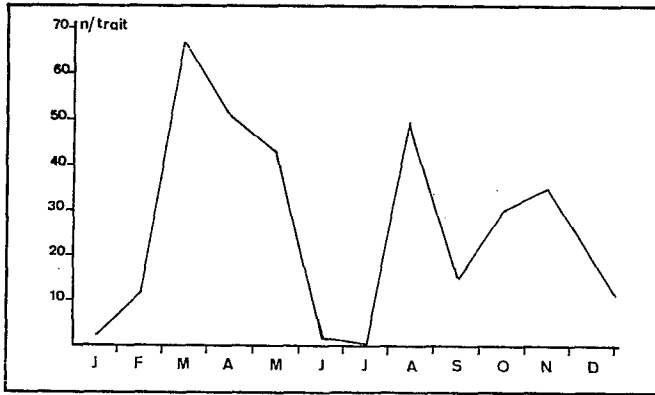


Fig. 46 - Variations saisonnières d'abondance des postlarves capturées en mer avec la luge à plancton.

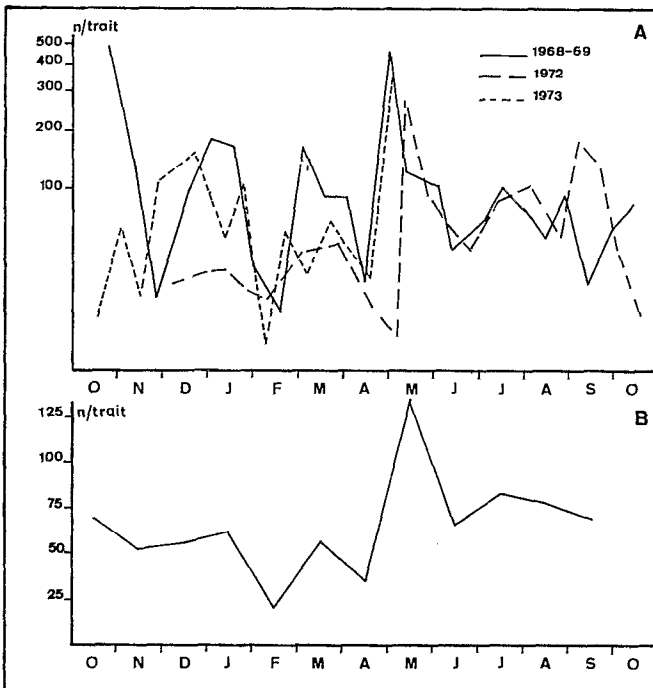


Fig. 47 - Variations saisonnières d'abondance des jeunes crevettes dans l'estuaire de l'Ambazoana
A) variations observées durant trois années ;
B) variations moyennes au cours d'une année.

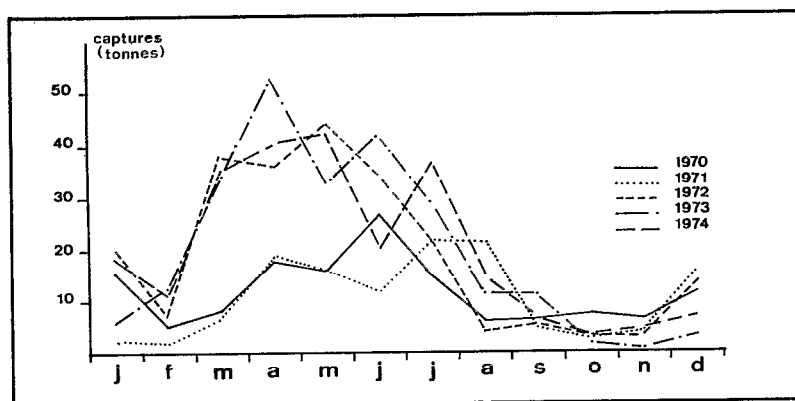


Fig. 48 - Variations saisonnières des captures entre 1970 et 1974 dans la pêche artisanale (zone de Nosy-Bé).

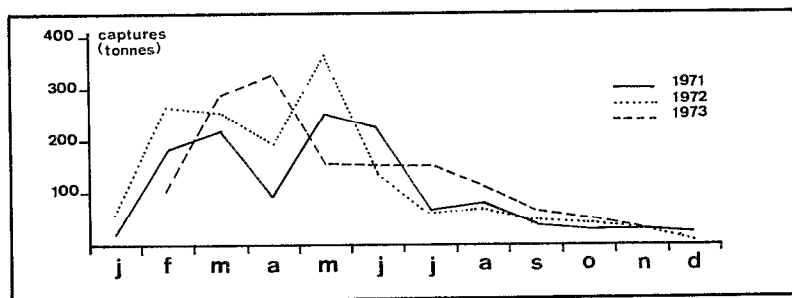


Fig. 49 - Variations saisonnières des captures dans la pêche industrielle de 1971 à 1973 (zone de Nosy-Bé), d'après MARCILLE et STEQUERT, 1974.

mitée dans le temps et se situe entre février et juin. On note un ou deux maxima de captures selon les années.

5. DISCUSSION

L'examen des courbes de variations saisonnières d'abondance dans les différents biotopes nous conduit à faire trois remarques.

a) Alors que pour les larves et postlarves en mer et les postlarves et juvéniles dans l'estuaire plusieurs maxima d'abondance sont enregistrés tout au long de l'année, en ce qui concerne les subadultes dans la zone intertidale et les adultes en mer on n'observe plus qu'une saison de pêche s'étendant sur environ cinq mois seulement.

b) Si on considère le maximum d'abondance pour chaque stade, on note qu'il se situe en mars-avril pour les protozoés, de mars à mai pour les postlarves en mer, en mai pour les postlarves et juvéniles dans l'estuaire, entre avril et juin pour les subadultes dans la zone intertidale, entre février et juin pour les adultes en mer. En définitive, tous les stades sont trouvés en plus grande abondance entre février et juin et d'un stade à l'autre le maximum d'abondance ne progresse pas dans le temps comme on pourrait normalement s'y attendre.

c) Nous avons vu au chapitre 2 que les crevettes quittent la zone intertidale pour gagner la zone de chalutage. Logiquement, la pêche artisanale devrait donc précéder la pêche industrielle ; or, c'est l'inverse que l'on constate : la première est légèrement décalée par rapport à la seconde et en retard sur elle.

Ces trois remarques nous conduisent tout naturellement à poser certaines questions :

- Pourquoi n'enregistre-t-on pas plusieurs maxima de captures échelonnés tout au long de l'année dans les pêcheries artisanales et industrielle ? A quelles générations appartiennent les crevettes qui fournissent le gros des captures dans les pêcheries ?

- Pourquoi ne voit-on pas progresser dans le temps le maximum de captures lorsqu'on passe d'un biotope à l'autre et comment se fait dans ces conditions la transition entre la saison d'abondance d'une année et celle de l'année suivante ?

- Pourquoi la pêcherie industrielle est-elle en avance sur la pêcherie artisanale ?

Nous ne sommes pas en mesure de répondre à ces questions à ce stade de notre étude et y reviendrons au chapitre 7.

ÉTUDE DE LA CROISSANCE

Deux méthodes peuvent être envisagées pour l'étude de la croissance chez les crevettes. La première consiste à échantillonner une cohorte à intervalles de temps réguliers à partir de la date de ponte et à suivre l'évolution de la taille modale en fonction du temps. La deuxième méthode consiste à marquer les crevettes et à noter la croissance entre la date de marquage et la date de recapture ; elle ne peut être utilisée, nous l'avons vu, que pour des crevettes d'assez grande taille, mesurant au moins une dizaine de centimètres.

Nous avons utilisé une méthode dérivée de la première chez les jeunes et la seconde méthode chez les adultes ; nous étudierons donc séparément ces deux catégories de crevettes.

1. ÉTUDE DE LA CROISSANCE CHEZ LES JEUNES CREVETTES

Nous n'avons pu utiliser telle quelle la méthode précédemment décrite ; cela pour deux raisons.

La première est qu'il s'avère impossible de suivre une cohorte pendant un temps suffisant. Etant donné que les

crevettes traversent plusieurs biotopes, une cohorte empiète souvent sur deux biotopes et la taille dans l'un d'eux ne correspond pas alors à celle de la cohorte. Dans un biotope, la taille modale de la population est supérieure à celle de la cohorte lorsque celle-ci est en train de pénétrer dans le biotope et lui est inférieure lorsqu'elle est en train de le quitter. Les résultats obtenus en se basant sur l'évolution de la taille modale de la population sous-estiment donc la vitesse de croissance.

La deuxième raison réside dans l'impossibilité matérielle où nous étions d'échantillonner plus d'une fois tous les quinze jours et que cette fréquence est insuffisante étant donné le court laps de temps que passe une cohorte dans chaque biotope. De ce fait, la plupart du temps, il nous a été impossible de suivre une cohorte pendant plus de deux ou trois sorties (fig. 33 à 35, p.104, 105 et 106). Les modes situés aux deux extrémités des tailles ne pouvant être pris en compte puisque nous ne sommes pas sûrs alors que la taille modale observée correspond à celle de la cohorte, il n'est donc pas possible d'obtenir une estimation fiable de la croissance. Nous avons, en conséquence, utilisé une méthode un peu différente.

1.1. Description de la méthode utilisée

Il a été vu au chapitre 3 qu'en 1968-1969 cinq maxima de ponte avaient été mis en évidence, ces cinq maxima ayant été regroupés ensuite en quatre périodes de ponte. Au cours de la présente étude, l'analyse devant être aussi fine que possible, nous tiendrons compte des cinq maxima et nous considérerons que chacun est à l'origine d'une cohorte. Nous avons vu également qu'en dehors des maxima des pontes avaient lieu toute l'année et que des postlarves étaient recrutées en permanence dans l'estuaire.

Les maxima de ponte étant séparés par des intervalles de deux mois environ et le temps de séjour dans l'estuaire et la zone intertidale n'excédant pas deux mois, il y a peu de chances de trouver simultanément deux cohortes dans le biotope (fig. 33 et 34, p. 104 et 105); nous avons vu cependant que dans l'estuaire, en octobre-novembre, il y a simultanément des crevettes issues des pontes d'octobre et de juillet-août et nous n'avons tenu compte que des premières.

Lorsqu'une cohorte pénètre dans l'estuaire, la taille moyenne des individus trouvés dans l'estuaire est petite. Puis elle augmente et devient maximale lorsque les individus correspondant à la taille modale sont sur le point de quitter l'estuaire. Après quoi, puisqu'un petit nombre de postlarves pénètre continuellement dans l'estuaire, la taille moyenne de la population diminue et devient minimale au moment du recrutement de la cohorte suivante (fig. 50 B, p. 167, courbe en trait plein).

Le même phénomène se produit dans la zone intertidale. Tout vieillissement ou rajeunissement de la population dans l'estuaire devrait donc être suivi, avec un certain décalage, par un phénomène identique chez la population de la zone intertidale. C'est effectivement ce que l'on observe (fig. 50 C, p. 167, courbe en trait plein).

Une phase de vieillissement dans l'estuaire suivie de près par une phase identique dans la zone intertidale révélera ainsi le passage d'une cohorte successivement dans les deux biotopes. Nous sommes amené à distinguer cinq cohortes, numérotées de 1 à 5, qui sont matérialisées dans la fig. 50 B et C par des lignes en pointillés.

On remarque qu'entre les cohortes 2 et 3, à la phase

de rajeunissement nette dans l'estuaire, ne correspond pas une phase de rajeunissement nette dans la zone intertidale. Peut-être cela est-il dû à un échantillonnage défectueux ou peut-être y a-t-il une cohorte supplémentaire. De même, entre les cohortes 4 et 5, bien que la tendance au rajeunissement soit nette, aussi bien dans l'estuaire que dans la zone intertidale, on observe, en juillet dans la première zone, en août dans la seconde, un léger vieillissement. Peut-être cela indique-t-il encore le passage d'une cohorte secondaire.

Il est intéressant de confronter ces données avec les achats effectués par la Cie Suming aux propriétaires de barrages côtiers de deux villages, Antsatrana et Ankazomborona, situés à proximité de notre zone d'étude. Les barrages fonctionnant uniquement au moment des marées de vives eaux, nous avons regroupé les achats autour des dates où l'amplitude de la marée était maximale (fig. 50 D, p.167). On observe ainsi, tout au long de l'année, un graphique en dents de scie, et les pics correspondent d'une façon assez remarquable à l'aboutissement des différentes cohortes, avec toutefois un certain décalage. Ce décalage s'explique aisément par le fait que la société n'achète que les plus grandes crevettes prises par les barrages.

Bien que nous n'ayons pas été en mesure d'échantillonner d'une manière suivie les crevettes achetées, il est cependant possible d'avoir une idée de leur taille moyenne aux différentes dates. Nous avons pu vérifier au niveau des villages que les plus petites crevettes achetées mesuraient environ $10,5\text{cm}$ ($L_C = 21\text{mm}$). Un échantillonnage effectué en usine a par ailleurs donné les résultats exposés dans le tableau 9 qui confirment l'observation précédente. Nous avons donc considéré isolément les crevettes de plus de $10,5\text{cm}$ trouvées lors de nos propres échan-

tillonnages dans les barrages et calculé la taille moyenne à chaque date ; ces tailles sont représentées par des cercles dans la fig. 50 D, p.167 .

Il est possible, d'autre part, de rattacher les cohortes aux maxima de ponte avec une assez bonne approximation.

Les cohortes 3 et 4 semblent pouvoir être rattachées aux maxima de ponte observés début février et fin mars.

La cohorte 5 est certainement issue de la période de ponte observée en juillet.

La cohorte 1 est issue d'une ponte qui doit se situer en octobre 1968 et que nous n'avons pas pu observer, mais qui doit correspondre à celle que nous avons observée en octobre 1969.

En revanche, la cohorte 2 n'est rattachable à aucun maximum de protozoés ; nous avons cependant capturé un nombre appréciable de postlarves le 28 décembre 1968 ce qui semble indiquer qu'une ponte a eu lieu fin décembre.

Nous connaissons donc les dates approximatives des pontes, les dates et tailles de recrutement dans la zone côtière, les dates des maxima de captures et la taille des crevettes pêchées dans la pêche artisanale (9). On peut donc essayer de calculer, d'une part la vitesse de croissance (v_1) pendant la phase qui précède le recrutement dans l'estuaire (larves et jeunes postlarves), d'autre part la vitesse de croissance (v_2) pendant la phase de vie côtière (postlarves âgées, juvéniles, sub-adultes).

(9) Pour les cohortes 1 et 5 nous ne disposons pas d'échantillonnages dans les barrages et la taille des crevettes achetées a été fixée arbitrairement à 12cm. La taille réelle ne peut être très différente et l'erreur commise n'est pas de nature à influencer beaucoup sur la vitesse de croissance calculée.

	Echantillons			
	I	II	III	IV
Nombre d'individus mesurés	75	68	89	73
taille moyenne	12,9	13	13,1	13,2
Ecart type	1,4	1,3	1,4	1,2
Plus petite taille	11,1	10,3	11,1	10,7

Tableau 9. Crevettes de barrages commercialisées par la Société SUMING (décembre 1970)

1.2. Résultats

Les résultats ont été obtenus pour les différentes cohortes (tableau 10). Les estimations de v_1 sont très variables : les trois estimations faites en saison chaude (entre 4,3 et 7,5mm/mois) sont nettement plus fortes que celle faite en saison fraîche (2,5mm/mois); il est possible que la vitesse de croissance soit réellement plus élevée en saison chaude ; cela pourrait être dû alors à une température un peu plus élevée et à une richesse trophique plus grande qu'en saison fraîche. Cependant comme nous allons le voir, de telles variations n'ont pas été observées pour les juvéniles et subadultes. Nous pensons plutôt qu'elles sont dues ici à ce que l'incertitude sur les dates de ponte (± 10 jours en moyenne) est élevée alors que la phase qui précède le recrutement dans l'estuaire est brève (environ un mois). Nous avons en conséquence calculé pour L_c une valeur moyenne de v_1 valable pour toute l'année : $v_1 = 4,8 \pm 2,1$ mm/mois.

Les valeurs trouvées pour v_2 varient beaucoup moins (entre 6,3 et 9mm/mois). Cela tient probablement à ce que les dates de recrutement et celles des maxima de captures sont connues avec une précision un peu meilleure (± 7 jours) par rapport à la période considérée qui est plus longue (environ deux mois).

t_1	t_2	L_1	v_1	t_3	L_2	v_2
			mm/mois			mm/mois
?	23-10-68	3,1		12-1-69	24,7	8
27-12-68	18-1-69	5,3	7,5	18-3-69	23,2	9
4-2-69	4-3-69	4,0	4,3	14-6-69	25,5	6,3
21-3-69	28-4-69	6,2	4,9	14-7-69	25,5	7,5
15-7-69	21-8-69	3,1	2,5	24-11-69	24,7	6,8
moyenne		4,7	4,8		24,7	7,5

Tableau 10. Vitesse de croissance des jeunes avant (v_1) et après (v_2) le recrutement dans l'estuaire. t_1, t_2, t_3 = dates de la ponte, du recrutement dans l'estuaire, du maximum de captures dans la pêche artisanale. L_1 et L_2 = longueur céphalothoracique en mm au moment du recrutement dans l'estuaire et au moment de la capture dans la pêche artisanale.

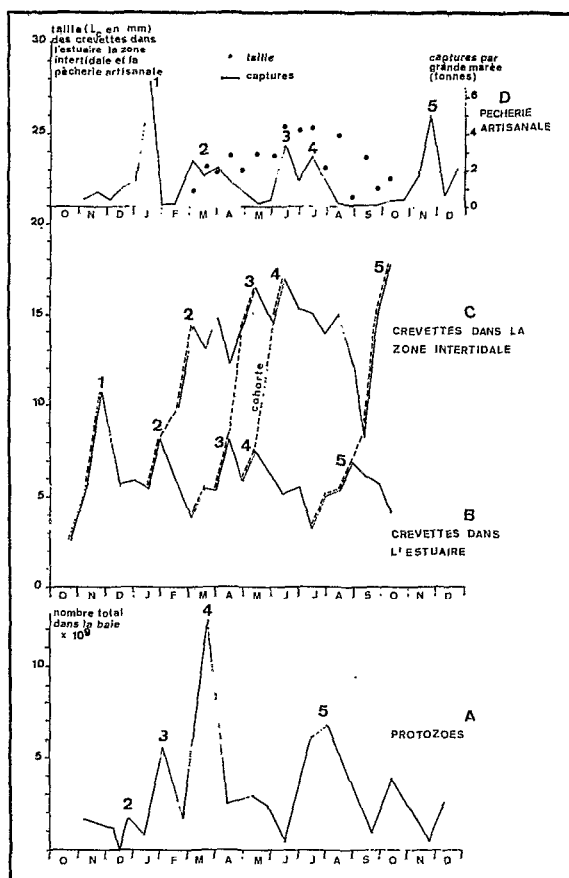


Fig. 50 - Détermination de la croissance chez les jeunes entre la date de ponte et la date de capture dans la pêche artisanale.

La vitesse de croissance moyenne v_2 pour l'année, en ce qui concerne L_c , a été trouvée égale à $7,5 \pm 1\text{mm/mois}$.

Les crevettes grandissent donc en moyenne à une vitesse de $2,3\text{cm/mois}$ le premier mois et ensuite à la vitesse moyenne de $3,8\text{cm/mois}$ jusqu'à la taille de $11,8\text{cm}$ ($L_c = 24,7\text{mm}$).

2. ETUDE DE LA CROISSANCE CHEZ LES ADULTES

Nous avons étudié la croissance séparément chez les mâles et les femelles.

De manière à ce qu'elle puisse être incorporée dans les analyses de populations, il est parfois jugé utile que la croissance soit exprimée sous une forme mathématique. Parmi les équations proposées il est maintenant reconnu que celle de von BERTALANFFY (1938) répond le mieux aux deux principaux critères exigés : "elle s'adapte à la plupart des données de croissance observées et peut être facilement incorporée dans les modèles d'évaluation des stoks" (GULLAND, 1969). Elle peut s'écrire sous la forme

$$L = L_{\infty} \left[1 - e^{-k(t - t_0)} \right]$$

et rend compte du fait que la croissance décroît exponentiellement avec le temps. L_{∞} est la taille asymptotique, k un paramètre de la croissance et t_0 est le temps théorique auquel la taille, d'après le modèle est nulle.

Etude de L_{∞} et de K

Pour les mêmes raisons que celles exposées lors de l'étude des jeunes, nous n'avons pas été en mesure de déterminer les paramètres de croissance par l'analyse de la progression modale. En conséquence, nous avons utilisé uniquement les résultats des expériences de marquage.

Les crevettes recapturées trop peu de temps après

avoir été marquées sont susceptibles de montrer des variations extrêmes dans leur croissance selon qu'il y aura eu ou non une mue. En outre PENN (1975), qui a comparé la croissance des crevettes marquées (la technique de marquage était un peu différente de la notre mais ses observations sont probablement valables dans notre cas) à celles qui ne l'étaient pas, a trouvé que la marque gêne la croissance seulement pendant le premier mois. Pour diminuer l'erreur relative nous n'avons donc utilisé que les crevettes qui ont été recapturées au plus tôt un mois après le marquage ; nous n'avons ainsi retenu que 295 valeurs pour les femelles et 134 pour les mâles.

Il existe plusieurs méthodes pour calculer les valeurs de L_{∞} et de K . Néanmoins, la plupart ne peuvent être retenues dans le cas d'expérience de marquage avec les marques de Petersen où les accroissements de taille sont connus pour des intervalles de temps inégaux. GULLAND et HOLT (1959) donnent une méthode graphique de calcul spécialement adaptée à ce type de données (10). Cependant elle convient plus particulièrement lorsque le temps écoulé entre le marquage et la recapture est petit par rapport à la durée de vie, ce qui n'est pas le cas ici. NEAL (1969) préconise l'utilisation de la méthode de FABENS.

FABENS (1965) présente l'équation de von BERTALANFFY sous la forme suivante

$$L_{t+d} = L_t (L_{\infty} - L_t) (1 - e^{-Kd}) \quad (a)$$

Dans cette équation la nouvelle taille ne dépend que de la taille initiale, de l'intervalle de temps d et des paramètres K et L_{∞} .

(10) Elle consiste à porter les accroissements en fonction de la taille moyenne. On obtient un nuage de points qui peut être ramené à une droite dont la pente est $-K$ et qui coupe l'axe des abscisses au point L_{∞} .

Soit n observations comportant une longueur initiale x_i et une longueur finale y_i au bout d'un temps d_i (ce sont les données que l'on obtient lors des expériences de marquage). Le problème est de choisir des valeurs de K et L_{∞} telles que $\sum (y_i - y_i^*)^2$ soit minimum, y_i^* étant la valeur de y prédite en utilisant l'équation (a). FABENS décrit une méthode itérative qui permet de minimiser la somme des carrés. Il décrit également un programme d'ordinateur qui permet d'obtenir, à partir des données expérimentales x_i , y_i et d_i les valeurs de K et L_{∞} .

Nous appliquons les calculs à la longueur céphalothoracique L_c . Les résultats que nous présentons ont été calculés sur ordinateur par les soins du Professeur SUZUKI (Université de Shimizu, Japon).

Pour les mâles	: K (mois) = 0,373 et $L_{\infty} = 29,9\text{mm}$
Pour les femelles	: K (mois) = 0,344 et $L_{\infty} = 42,4\text{mm}$

Si nous avons utilisé la méthode de GULLAND, nous aurions obtenu :

Pour les mâles : K (mois) = 0,249 et $L_{\infty} = 32\text{mm}$

Pour les femelles: K (mois) = 0,214 et $L_{\infty} = 48,2\text{mm}$

Les valeurs de K et L_{∞} sont, comme on le voit, très différentes selon la méthode de calcul ; néanmoins, les courbes de croissance, dont on expliquera un peu plus loin la construction, sont très semblables. Jusqu'à l'âge de 10 mois, en effet (tableau 12 et 13, p182 et 183) la différence entre les longueurs totales à un âge donné ne dépasse pas 3mm pour les mâles et 5mm pour les femelles. Pour les crevettes plus âgées, les tailles calculées divergent rapidement.

Etude de t_0

Le calcul de t_0 nécessite la connaissance d'au moins un couple (L, t) . Les résultats obtenus lors de l'étude de la croissance chez les jeunes permettent de calculer qu'à l'âge de 3 mois une crevette mesure 10cm, soit $L_c = 19,9$ mm pour les mâles et 20mm pour les femelles ; ce qui donne :

$t_0 = 0,06$ mois pour les mâles et 1,15 mois pour les femelles.

L'équation de von BERTALANFFY s'écrit donc :

Mâles	:	$L_c = 29,9 \left[1 - e^{-0,373 (t - 0,06)} \right]$
Femelles	:	$L_c = 42,4 \left[1 - e^{-0,344 (t - 1,15)} \right]$

Le modèle n'est utilisable que pour des crevettes mesurant plus de 10cm. ($L_c > 19,9$ et 20mm respectivement pour les mâles et les femelles). Vers les grandes tailles, il n'est utilisable que pour les mâles mesurant moins de 138mm ($L_c < 29,1$ mm) et les femelles mesurant moins de 169mm ($L_c < 40,4$ mm), c'est à-dire pour les crevettes âgées de moins de 10 mois : cet inconvénient est mineur car la plupart des crevettes trouvées en mer ont une taille inférieure à ces tailles limites (fig. 32 p102 et fig. 35, p.106).

3. DISCUSSION

Il est intéressant de confronter nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs, chez les jeunes et les adultes, pour P. indicus et d'autres espèces.

3.1. Croissance des jeunes

3.1.1. Penaeus indicus

En Malaisie, HALL (1962) a observé une croissance de la carapace de 0,102mm par jour chez les jeunes crevettes vivant dans un étang.

Aux Indes, SUBRAHMANYAM (1967) rapporte que les juvéniles pénètrent dans la pêcherie, où 70% des crevettes mesurent entre 8,5 et 11cm, environ quatre mois après le recrutement des postlarves dans la lagune. SUBRAHMANYAM et RAO (1970) rapportent que les jeunes crevettes ont été piégées dans un étang lorsqu'elles mesuraient 60,5mm (ils pensent qu'elles ont alors deux mois) et atteignent 100mm trois mois plus tard. KURUP et RAO (1974), en suivant la progression de la taille modale chez les adultes ont calculé les paramètres de l'équation de von BERTALANFFY et extrapolient les résultats aux jeunes ; les mâles et les femelles âgés de six mois mesureraient respectivement 107 et 89mm.

Il ressort de ces travaux que les crevettes mesurant 10cm seraient âgées de 5 mois environ d'après SUBRAHMANYAM et RAO (1970), de 5,3 et 7,7 mois selon le sexe d'après KURUP et RAO (1974), d'environ 6 mois d'après SUBRAHMANYAM (1967), d'environ 8 mois d'après HALL (1962). Toutes ces estimations de la croissance sont très inférieures à la nôtre puisque nous avons trouvé que les crevettes mesurant 10cm étaient âgées de 3 mois.

Il est peu vraisemblable que la croissance soit plus lente au Sud de l'Inde et en Malaisie qu'au Nord de Madagascar et nous pensons que dans les deux premières régions elle a été sous-évaluée. HALL (1962) et SUBRAHMANYAM et RAO (1970) ont fait leurs observations dans des étangs et, comme le soulignent

ces derniers auteurs -mais tel n'est pas l'avis de HALL- les conditions sont probablement moins favorables que dans un milieu ouvert (trop fortes variations de température et alimentation trop exclusivement végétarienne d'après les auteurs, mais sans doute aussi oxygénation insuffisante du milieu). SUBRAHMANYAM (1967) ne précise pas sur quels arguments il s'est basé pour estimer la vitesse de croissance. Quant aux estimations de KURUP et RAO (1974) elles sont extrapolées à partir de résultats obtenus chez les adultes, ce qui est critiquable ; en outre ces résultats, au moins ceux concernant les femelles, sont, comme nous le verrons, probablement erronés

3.1.2. Autres espèces du genre Penaeus

Dans le tableau 11 nous avons rassemblé les résultats concernant d'autres espèces que P. indicus qui sont rapportés dans la littérature ; ils concernent la croissance en milieu lagunaire et doivent donc être comparés à celle que nous avons observée dans l'estuaire et la zone intertidale (38mm/mois).

Certains auteurs (ELDRED et al., 1961 ; TABB et al., 1962 ; SALOMAN, 1968) ont manifestement attribué à la seule croissance des variations de la taille des crevettes qui étaient en partie imputables à d'autres causes : recrutement et migration permanents, migration à des tailles de plus en plus grandes quand la saison avance ; d'où une sous-estimation de la vitesse de croissance par ces auteurs.

Dans les autres cas, les estimations sont très différentes selon la saison ; la croissance est très rapide en été, ralentie voire nulle en hiver. C'est que toutes ces observations sauf celles de GALOIS (1974) ont été faites sur la côte nord du Golfe ou la côte E des Etats Unis où la température est très basse (couramment inférieure à 10°C) en hiver. Pour donner des exem-

AUTEUR	ESPECE	LIEU	LIMITES DE TAILLE	CROISSANCE	TEMPERA- TURE
GALOIS, 1974	<u>P. duorarum</u>	Côte d' Ivoire	32-115mm	41mm/mois	29°C
ELDRED et al, 1961	<u>P. duorarum</u>	Floride	0-140mm	12mm/mois	10-35°C
SALOMAN 1968	<u>P. duorarum</u>	Floride	Juvéni- les	$L_c = 1,2 \text{ mm/}$ mois, soit $\approx 5 \text{ mm/mois}$	14-30°C
TABB et et al, 1962	<u>P. duorarum</u>	Floride	$6 < L_c < 20 \text{ mm}$	$L_c = 2 \text{ mm/}$ mois, soit $\approx 10 \text{ mm/mois}$	17-30°C
WILLIAMS 1955	<u>P. duorarum</u>	Caroline du Nord	Juvéni- les	52mm/mois 7,5mm/ "	été hiver, début du printemps
St AMANT et al, 1963	<u>P. aztecus</u>	Louisian- ne	35-125mm	51mm/mois	20-29°C
FORD et St AMANT 1971	<u>P. aztecus</u>	Louisian- ne	Juvéni- les jus- qu'à 86 mm	45mm/mois	< 20°C
LOESCH, 1965	<u>P. aztecus</u>	Alabama	Juvéni- les	13-18mm/ mois 30-35mm/ mois	hiver été
WILLIAMS 1955	<u>P. aztecus</u>	Caroline du Nord	Juvéni- les	46mm/mois	
LOESCH, 1965	<u>P. setiferus</u>	Alabama	15-70mm	14-27mm/ mois 18-30mm/ mois	hiver été
WILLIAMS 1955	<u>P. setiferus</u>	Caroline du Nord	juvéni- les	36mm/mois	

Tableau 11. Croissance en milieu lagunaire chez des Penaeus autres que P. indicus.

ples extrêmes, notons que FORD et St AMANT (1971) rapportent qu'en Louisiane la croissance peut atteindre 2,5mm par jour, soit 7,5cm par mois, chez P. aztecus lorsque la température est supérieure à 25°C. En revanche St AMANT et al (1966) rapportent une croissance nulle chez P. aztecus lorsque la température est inférieure à 16°C.

La croissance mensuelle que nous avons trouvée (38mm) est du même ordre de grandeur que celle rapportée en saison chaude aux Etats Unis, à savoir :

- chez P. duorarum : 52mm (WILLIAMS, 1955);
- chez P. aztecus : 46mm (WILLIAMS, 1955) ; 30-35mm (LOESCH, 1965); 45mm (FORD et St AMANT, 1971);
- chez P. setiferus : 36mm (WILLIAMS, 1955); 18-30mm (LOESCH, 1965).

Elle est par ailleurs très proche de celle observée par GALOIS (1974) chez P. duorarum en Côte d'Ivoire, dans une lagune où la température de l'eau était très proche de celle notée au Nord-Ouest de Madagascar puisque égale à 29°C en moyenne; il a trouvé 41 mm/mois. Notons qu'il est le seul auteur qui ait réussi à calculer les paramètres de l'équation de von BERTALANFFY chez les jeunes crevettes.

3.2. Croissance des adultes

3.2.1. Penaeus indicus

A Madagascar, CHABANNE et PLANTE (1969), étudiant les adultes en baie d'Ambaro, indiquent une croissance moyenne de la longueur totale de 0,7cm par mois pour les mâles (entre $L_c = 24-25$ et 35mm) et 1cm par mois pour les femelles (entre $L_c = 23-29$ et 45mm). Dans un travail ultérieur les mêmes auteurs

(1972), se basant sur l'évolution de la taille moyenne de la population entre mars et octobre, estiment que les adultes vivent en moyenne de 4 à 6 mois en phase chalutable, phase pendant laquelle ils grandissent de 6cm en longueur totale.

Aux Indes, GEORGE et al (1968) pensent que dans la pêcherie de Cochin les modes 126 à 130mm pour les mâles et 141 à 145mm pour les femelles représentent la classe d'âge d'un an; celles de 161 à 165mm pour les mâles et 171 à 175mm pour les femelles, la classe d'âge de deux ans; celles mesurant plus de 195mm représentent la classe d'âge de trois ans. KURUP et RAO (1974) ont calculé les paramètres de l'équation de von BERTALANFFY; ils ont trouvé pour les mâles : $L_{\infty} = 193,9\text{mm}$ $K \approx 0,1551$ et $t_0 = 0,66\text{mois}$; pour les femelles : $L_{\infty} = 197,7\text{mm}$ $K = 0,1092$ et $t_0 = 1,29\text{mois}$.

Il ressort de ces travaux que des mâles et des femelles mesurant respectivement 128 et 143mm seraient âgés de 7 et 7,3 mois d'après CHABANNE et PLANTE, 1969 (nous avons supposé qu'ils mesurent 10cm à l'âge de 3 mois), d'un an d'après GEORGE et al (1968), 7,6 et 13mois d'après KURUP et RAO (1974). D'après nos résultats ces crevettes ne seraient âgées respectivement que de 6 et 5,2 mois. On constate que les estimations de la croissance de P. indicus varient assez considérablement d'un auteur à l'autre. Nous pensons que des erreurs de méthode peuvent en grande partie expliquer ces différences.

CHABANNE et PLANTE pensaient que les crevettes pêchées en octobre avaient été recrutées en mars. Or, comme on peut le voir dans la fig. 35, p. 106, les crevettes recrutées en mars disparaissent en juin et au plus tard juillet; quant à celles qui sont pêchées en octobre, elles appartiennent à une cohorte plus jeune recrutée à cette époque. L'erreur des deux auteurs s'explique par le fait qu'entre juin et octobre, comme

nous l'avons vu, les crevettes sont recrutées à une taille assez grande si bien que les recrutements sont peu visibles. Si l'on n'y prend garde, on a alors l'impression que toutes les crevettes prises entre mars et octobre appartiennent à une même cohorte recrutée en mars ; il s'ensuit une sous-estimation de la vitesse de croissance.

Nous n'avons pu nous procurer le travail de GEORGE et al (1968) et ne sommes pas en mesure de discuter leurs résultats. Quant à ceux de KURUP et RAO, ils sont fondés sur l'évolution des tailles. Cette méthode est subjective et, comme nous l'avons dit, d'un emploi délicat pour l'étude de la croissance chez les Pénéides côtiers tropicaux. Le fait que les auteurs ont trouvé une croissance beaucoup plus rapide pour les mâles que pour les femelles, alors que l'inverse semble la règle chez les crevettes Pénéides, semble montrer que les résultats sont erronés.

3.2.2. Autres espèces du genre Penaeus

La croissance des mâles et des femelles a été étudiée chez quelques espèces de Penaeus : P. setiferus (LINDNER et ANDERSON, 1956), P. duorarum (IVERSEN et JONES, 1961 ; BERRY, 1967, GARCIA, 1973, 1975 a et c, 1976 ; GARCIA et al, 1970), P. californiensis (CHAVEZ et DE LA CRUZ, 1971), P. aztecus (CHAVEZ, 1973).

Certains de ces auteurs ont mesuré la longueur totale et leurs résultats ne sont pas directement comparables avec les nôtres. Nous comparerons donc nos résultats, en premier lieu, avec ceux de GARCIA (1976) (11) et IVERSEN et JONES (1961) qui

(11) Pour des raisons de commodité, nous nous référerons uniquement au travail de 1976 qui est une synthèse des résultats précédemment publiés.

ont mesuré comme nous la longueur céphalothoracique.

GARCIA a étudié la croissance de P. duorarum en Côte d'Ivoire à la fois par l'analyse des progressions modales et par le marquage avec les marques de PETERSEN modifiées. Il a traité ses données par la méthode de GULLAND. Pour ne pas tenir compte des artefacts imputables à la méthode de calcul nous nous référerons aux résultats que nous avons obtenus en utilisant la méthode de GULLAND.

	MALES		FEMELLES	
	K (mois)	L _{COO} (mm)	K (mois)	L _{COO} (mm)
<u>P. duorarum</u>				
progression modale	0,26±0,05	34,4±2,0	0,16±0,03	51,6±3,4
marquage	0,30	32,3	0,18	51,7
<u>P. indicus</u>	0,25	32	0,21	48,2

On constate que nos résultats sont très proches de ceux de GARCIA.

IVERSEN et JONES (1961) ont étudié la croissance de P. duorarum aux Etats Unis par la méthode des marquages, en utilisant des marques de PETERSEN non modifiées. Les résultats qu'ils ont obtenus correspondent aux valeurs suivantes :

MALES		FEMELLES	
K (mois)	L _{COO} (mm)	K (mois)	L _{COO} (mm)
0,07	46,4	0,09	46,05

Leurs valeurs de K sont beaucoup plus faibles que les nôtres mais également que celles de GARCIA qui a étudié la même espèce ; les différences ne sont donc pas liées, semble-t-il, à des différences dans la physiologie des deux espèces. Il pourrait par contre s'agir d'un artéfact de calcul puisque les auteurs ont traité leurs données par la méthode de FORD-WALFORD. Si tel est le cas, la sous-estimation de K devrait s'accompagner d'une surestimation de L_{∞} . Or, lorsqu'on compare les résultats d'IVERSEN et JONES avec ceux de GARCIA, on constate que si la valeur trouvée pour L_{∞} par les premiers auteurs est plus élevée pour les mâles, elle est plus faible pour les femelles. Les différences ne sont donc pas liées à des artéfacts de calcul.

Nos résultats ne sont pas directement comparables avec ceux des autres auteurs, qui ont effectué leurs mesures en longueur totale ; nous pouvons néanmoins les comparer indirectement en nous référant aux résultats obtenus par GARCIA lors d'une étude où il a mesuré les crevettes en longueur totale.

BERRY (1967) a étudié la croissance de P. duorarum aux Etats Unis en marquant les crevettes avec un colorant biologique. Les valeurs qu'il a obtenues sont très proches de celles de GARCIA sauf en ce qui concerne la valeur de K pour les mâles. GARCIA a cependant démontré graphiquement, en se référant aux données de BERRY, que les différences dans la valeur de K ne correspondaient pas à une différence sensible de la croissance.

LINDNER et ANDERSON (1956) ont étudié P. setiferus aux Etats Unis en marquant les crevettes avec des marques de PETERSEN non modifiées. Pour les deux sexes les valeurs de K et L_{∞} sont proches de celles trouvées par GARCIA, comme l'a noté ce dernier.

	MALES		FEMELLES	
	K (mois)	L _∞ (cm)	K (mois)	L _∞ (cm)
<u>P. duorarum</u> (GARCIA, 1976)	0,26±0,05	16,1±0,7	0,17±0,3	21,0±1,0
<u>P. duorarum</u> (BERRY, 1967)	0,18-0,19	16,8-17,7	0,16-0,22	18,5-20,2
<u>P. setiferus</u> (LINDNER et ANDERSON, 1956)	0,27	17,8	0,20	19,0
<u>P. Californiensis</u> (CHAVEZ et DE LA CRUZ, 1971)	0,173	22,2	0,132	26,1
<u>P. aztecus</u> (CHAVEZ, 1973)	0,257	17,8	0,16	23,6

CHAVEZ et DE LA CRUZ (1971) ont étudié la croissance de P. californiensis dans le Golfe de Californie en suivant la progression des modes. CHAVEZ (1973) a également étudié, par la même méthode, la croissance de P. aztecus dans le Golfe du Mexique. Dans les deux cas les données sont traitées par la méthode de FORD-WALFORD. Pour les deux espèces, et quel que soit le sexe, les valeurs trouvées pour K sont plus petites et celles trouvées pour L_∞ sont plus grandes que celles trouvées par GARCIA. Ces paramètres correspondent à une croissance nettement plus rapide que celle trouvée chez les autres espèces.

Il résulte de cette étude que la croissance observée pour les adultes de P. indicus au Nord-Ouest de Madagascar est peu différente de celle observée chez P. duorarum de part et d'autre de l'Atlantique par BERRY (1967) et GARCIA (1976) et chez P. setiferus aux Etats Unis par LINDNER et ANDERSON (1956); elle est plus rapide que celle rapportée par IVERSEN et JONES

(1961) pour P. duorarum dans le Golfe du Mexique mais plus lente que celle rapportée par CHAVEZ et deLACRUZ (1971) P. californiensis dans le Golfe de Californie, par CHAVEZ (1973) pour P. aztecus dans le Golfe du Mexique.

4. COURBES DE CROISSANCE

Pour la construction des courbes de croissance, nous avons utilisé, jusqu'à la taille de 10cm ($L_c = 20\text{mm}$) les résultats obtenus pour les jeunes et qui sont communs aux deux sexes. Au-delà, nous avons utilisé les équations de von BERTALANFFY avec les valeurs des paramètres trouvées respectivement pour les mâles et pour les femelles.

La longueur et le poids total en fonction de l'âge sont calculés à l'aide des équations données en annexe. Les résultats sont présentés dans les tableaux 12 et 13 ; dans le tableau 12 les paramètres ont été calculés par la méthode de FABENS et dans le tableau 13 ils l'ont été par la méthode de GULLAND. Les résultats obtenus en utilisant la première méthode sont illustrés dans la fig. 51, p. 184, en ce qui concerne la taille et dans la fig. 52, p. 184, en ce qui concerne le poids.

La courbe de la taille en fonction de l'âge présente une allure en "S". La croissance, d'abord lente durant le premier mois (larves et jeunes postlarves), est extrêmement rapide durant les deuxième et troisième mois (postlarves à subadultes dans l'estuaire et la zone intertidale); elle décroît ensuite exponentiellement (phase chalutable). Le modèle permet de calculer que les femelles atteignent la taille de première maturité, 125mm ($L_c = 27\text{mm}$) à l'âge de 4,1 mois; il ne permet pas de calculer l'âge des plus grands individus de chaque sexe.

La courbe du poids en fonction de l'âge présente une forme en "S" beaucoup plus accusée que la précédente. Par rapport à la première courbe, on constate que chez les femelles la phase d'accroissement rapide persiste jusqu'au sixième mois.

Nous avons vu au chapitre 2 comment les courbes de croissance avaient été utilisées pour visualiser le passage des cohortes dans l'estuaire, la zone intertidale et en mer. En mer (fig. 35, p. 106) on constate que pendant la période de février à mai, la seule où les cohortes aient été suivies pendant plusieurs sorties, les courbes relient assez logiquement les modes entre eux, ce qui tend à prouver la validité des résultats obtenus.

Cette étude a été basée sur des données recueillies en saison chaude et il est possible que la croissance soit un peu ralentie en saison fraîche. Cependant, la température de l'eau

Age (mois)	MALES			FEMELLES		
	Longueur céphalo- thoraci- que (mm)	Longueur totale (mm)	Poids total (g)	Longueur céphalo- thoraci- que (mm)	Longueur totale (mm)	Poids total (g)
1	4,8	26	0,1	4,8	26	0,1
2	12,3	67	1,9	12,3	67	1,9
3	19,9	100	6,9	20	100	6,6
4	23	113	10,3	26,5	122	13,9
5	25,1	121	13,1	31,1	138	21,1
6	26,6	127	15,4	34,4	149	27,6
7	27,6	132	17,1	36,7	157	32,7
8	28,3	134	18,3	38,4	162	36,9
9	28,8	136	19,2	39,6	166	40
10	29,1	138	19,8	40,4	169	42,1

Tableau 12. Taille et poids en fonction de l'âge lorsque les paramètres K et L_{∞} de von BERTALANFFY sont calculés par la méthode de FABENS, pour les crevettes âgées de plus de 3 mois.

restant supérieure à 26°C en toutes saisons, ce ralentissement doit être peu important.

Nous terminerons en soulignant l'extrême sensibilité des paramètres de croissance aux méthodes de calcul, ce qui implique beaucoup de prudence dans leur utilisation pour les études de dynamique de population. Nous avons vu au contraire que les relations âge-taille-et nous ajouterons ici âge-poids-diffèrent relativement peu en fonction de la méthode de calcul employée et ce sont donc ces relations que nous conseillons d'utiliser. En tout état de cause, si l'on utilise les paramètres de croissance, il ne faut pas perdre de vue que la valeur de K n'a de sens qu'en fonction de celle de L_{∞} .

Age (mois)	MALES			FEMELLES		
	longueur céphalo- thoraci- que (mm)	longueur totale (mm)	poids total (g)	longueur céphalo- thoraci- que (mm)	longueur totale (mm)	poids total (g)
1	4,8	26	0,1	4,8	26	0,1
2	12,3	67	1,9	12,3	67	1,9
3	19,9	100	6,9	20	100	6,6
4	22,6	111	9,8	25,4	119	12,4
5	24,6	119	12,4	29,8	133	18,9
6	26,2	126	14,8	33,4	146	25,5
7	27,5	131	17	36,2	155	31,6
8	28,5	135	18,7	38,5	163	37,1
9	29,3	139	20,2	40,4	169	42,1
10	29,8	141	21,1	41,9	174	46,4

Tableau 13. Taille et poids en fonction de l'âge ; entre 4 et 10 mois, les paramètres de croissance ont été calculés par la méthode de GULLAND.

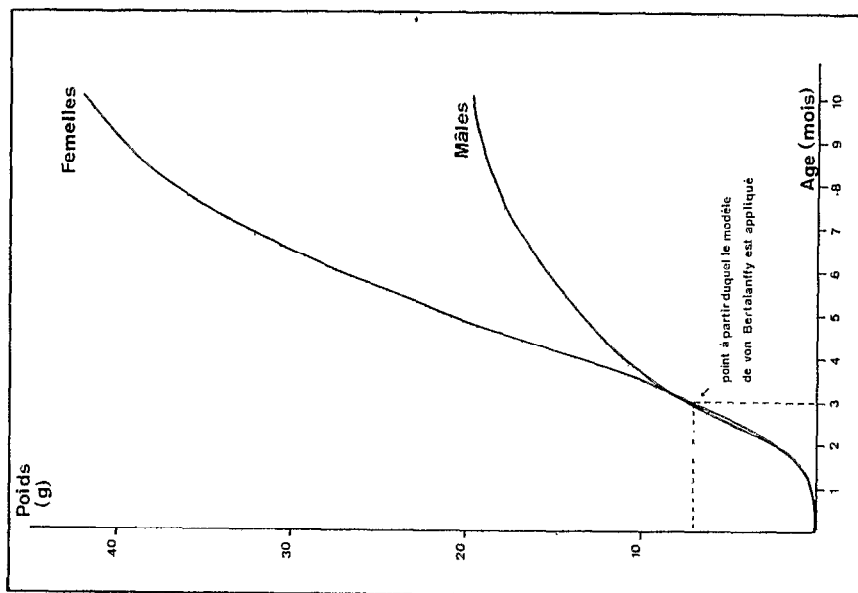


Fig. 52 - Poids total en fonction de l'âge.

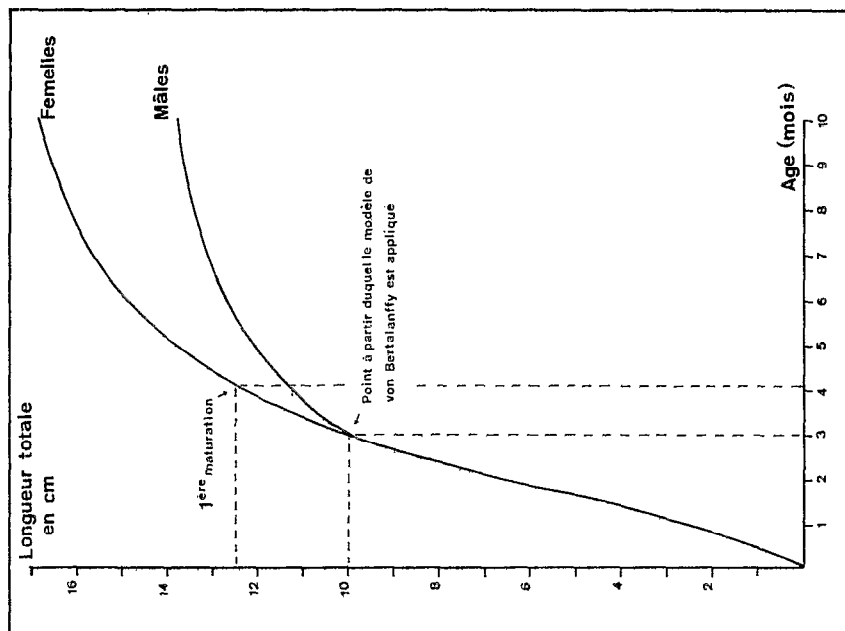


Fig. 51 - Taille en fonction de l'âge

ÉTUDE DES MORTALITÉS CHEZ LES ADULTES, EN MER

L'idéal serait d'étudier pour chaque cohorte l'évolution des mortalités (naturelle et, éventuellement, due à la pêche) tout au long de la vie des crevettes. Malheureusement, nous ne sommes pas en mesure d'étudier, ni directement en suivant l'évolution numérique des cohortes, ni indirectement par les expériences de marquage-recapture, la mortalité jusqu'au stade subadulte. Nous chercherons seulement à déterminer la valeur moyenne des deux types de mortalité dans la pêche industrielle.

1. METHODE

1.1. Principe de la méthode

Nous avons utilisé pour cette étude la technique des marquages. On met en place une population de crevettes marquées dont l'effectif initial est N_0 et pour laquelle on suppose que la mortalité naturelle M et la mortalité due à la pêche F sont identiques à celles de la population non marquée.

Pour que la mortalité par pêche soit la même pour les deux populations il faut qu'elles soient très bien mélangées.

Or tous les marquages ont été faits dans la partie est de la baie d'Ambaro (zone D) et nous avons vu que les crevettes pouvaient migrer vers l'Ouest de la baie (zone C) et vers la baie de Tsimipaika (zone B). Dans ces conditions, seules les expériences 4 et 5 où les marquages ont été faits pendant la période de fermeture de la pêcherie et où les crevettes marquées n'ont commencé à être recapturées que plus d'un mois plus tard ont été prises en considération ; au moment de la réouverture de la pêcherie les crevettes étaient en effet disséminées dans toute la pêcherie industrielle comme on peut le voir sur les cartes de la fig. 30, p.86).

Chez les crevettes marquées, le marquage provoque une mortalité additionnelle ; aussi désigne-t-on par X la mortalité due à des causes autres que la pêche (mortalité naturelle + mortalité additionnelle due au marquage).

Nous avons déjà décrit dans la deuxième partie les modalités du marquage et des recaptures.

Les méthodes utilisées pour décrire le coefficient de mortalité totale instantannée z (qui est égal à $F + X$) ainsi que les valeurs de F et de X ont été décrites par GULLAND (1963, 1969). Si les recaptures sont regroupées par intervalles de temps égaux, le nombre de crevettes marquées recapturées pendant le $i^{\text{ème}}$ intervalle est égal au produit de la mortalité par pêche F_i par le nombre moyen de crevettes marquées \bar{N}_i encore vivantes pendant cet intervalle, soit

$$n_i = F_i \bar{N}_i$$

La mortalité par pêche F_i est égale elle-même au produit du coefficient de capturabilité q (mortalité par pêche par unité d'intensité de pêche) par l'intensité de pêche f_i (effort de pêche par unité de surface et par unité de temps). Soit

$$F_i = q f_i \text{ d'où } \frac{n_i}{\bar{N}_i} = q f_i$$

Par ailleurs, si le $i^{\text{ème}}$ intervalle dure un temps T et va du temps $(i - \frac{1}{2}) T$ au temps $(i + \frac{1}{2}) T$ on a

$$N_i = N_0 e^{-\frac{1}{2}(F+X)iT}$$

d'où $\frac{n_i}{f_i} = q N_0 e^{-(F+X)iT}$ ou encore

$$\text{Log } \frac{n_i}{f_i} = \text{Log } qN_0 - (F+X)iT$$

Si on prend comme unité de temps la semaine et si les recaptures sont regroupées par semaines on a $T = 1$.

Ainsi, si on porte les logarithmes des recaptures des crevettes marquées par unité d'intensité de pêche en fonction du point médian de l'intervalle, on obtient théoriquement une droite de pente $-(F+X)$ coupant l'axe des y au point $\text{Log } qN_0$. Les valeurs de F et X peuvent alors être calculées de deux manières différentes.

a) Première estimation de F et X

$\text{Log } qN_0$ étant déterminé et N_0 , le nombre initial de crevettes marquées, étant connu, on déduit q .

L'intensité de pêche moyenne f pour l'ensemble de l'expérience ayant par ailleurs été calculée grâce aux statistiques de pêche, on peut alors calculer $F = qf$, ce qui permet ensuite de déduire la valeur de X .

b) Deuxième estimation de F et X

On ne tient pas compte de $\text{Log } qN_0$ mais du nombre total de crevettes recaptuées N pendant toute la durée de l'expérience.

Au bout d'un temps t , le nombre de crevettes marquées encore vivantes est égal à $N_t = N_0 e^{-Zt}$

Le taux de recapture est alors $\frac{dn}{dt} = FN_t = FN_0 e^{-Zt}$
 On obtient le nombre de crevettes recapturées N_T entre le temps 0 (date de marquage) et le temps T (fin de l'expérience) en intégrant :

$$N_T = \frac{FN_0}{F+X} \left[1 - e^{-(F+X)T} \right]$$

On calcule F et on déduit ensuite la valeur de X.

1.2. Adaptation de la méthode à notre plan de marquage

Les marquages des expériences 4 et 5 ont eu lieu respectivement les 22-23 décembre et le 4 janvier, c'est-à-dire pendant la période de fermeture de la pêcherie qui s'est située entre le 15 décembre et le 15 février.

A partir de la date d'ouverture de la pêcherie, nous procédons de la manière décrite précédemment et nous obtenons théoriquement deux droites de pente $-(F+X)$ qui, à la date d'ouverture, coupent l'axe des ordonnées au point $\text{Log } qN$, N étant ici le nombre de crevettes marquées encore vivantes au moment de l'ouverture. Le problème est que nous ne connaissons pas la valeur de N et ne pouvons donc déterminer celle de q ni, par suite, celle de F et de X. Nous avons donc procédé de la façon suivante.

Soit, pour une expérience, N_0 le nombre de crevettes marquées, N celui des crevettes marquées encore vivantes au moment de l'ouverture de la pêcherie, t l'intervalle de temps séparant la date d'ouverture de celle du marquage. Avant la date d'ouverture, les crevettes n'étaient soumises qu'à la mortalité X ; on a donc

$$N = N_0 e^{-XT} \quad (a)$$

Nous attribuons à X une valeur arbitraire X_A (12) qui nous permet de calculer une valeur N_A de N. Nous pouvons alors déterminer une valeur q_A de q et, par suite, une valeur X_B de X. Cette valeur X_B de X est réinjectée dans (a) et nous continuons ainsi jusqu'à ce que les valeurs se stabilisent.

En procédant par itérations nous pouvons également calculer une deuxième valeur pour F et X en portant initialement la valeur N_A de N dans

$$N_T = \frac{FN}{F+X} \left[1 - e^{-(F+X)T} \right]$$

1.3. Cause d'erreurs

Les estimations de Z et F au moyen d'expériences de marquage sont susceptibles d'être biaisées. Nous passerons en revue les sept causes d'erreurs répertoriées par GULLAND (1969) et verrons dans quelle mesure, à priori, elles ont pu affecter nos résultats. Les deux premières affectent uniquement F, les trois suivantes uniquement Z et les deux dernières à la fois Z et F.

a) Mort des crevettes aussitôt après le marquage

N_0 ne correspond plus alors au nombre de crevettes marquées mais à celui des crevettes survivant après le marquage. Pour minimiser ce type d'erreur, les crevettes devant être marquées étaient sélectionnées. Après le marquage, elles étaient gardées quelques heures à bord, ce qui permettait d'éliminer celles qui semblaient avoir été traumatisées par le marquage. LUCAS et al (1972), au cours d'expériences en bassin, n'ont pas trouvé de mortalité initiale anormalement élevée chez les crevettes marquées avec des disques de PETERSEN. PENN (1975), qui

(12) Le résultat final est indépendant de la valeur attribuée à x au départ.

a utilisé des marques ancrées, a observé au contraire, dans des cages immergées, que la mortalité des crevettes marquées était anormalement élevée les trois premiers jours. Le problème reste donc ouvert sur ce type de mortalité lié à la marque.

Par ailleurs, les crevettes étaient relâchées au niveau du fond de manière qu'elles ne fassent pas l'objet d'une prédation anormalement élevée à ce moment (visibilité moindre des prédateurs). Nous n'avons pas observé comme GARCIA (1975b) de différence dans les taux de recapture des crevettes lâchées de jour et de nuit. Cela tient sans doute au fait que nos marquages ont été faits en saison des pluies, dans une zone peu profonde (5-10m) où l'eau est extrêmement trouble.

- b) Notification incomplète des marques récupérées par les pêcheurs (en supposant constante la proportion des marques)

Dans ce cas, la valeur de qN_0 est biaisée. Nos marques sont bien visibles et peuvent difficilement échapper à deux tris successifs, sur le bateau puis en usine.

- c) Perte de marques (se produisant selon un taux instantané régulier tout au long de l'expérience)

Les marques de PETERSEN sont solidement fixées et ce type d'erreur est impossible dans notre cas.

- d) Mortalité additionnelle des crevettes marquées intervenant tout au long de l'expérience

Nous avons vu que COSTELLO et ALLEN (1962) ont relevé en bassin une mortalité plus grande chez les crevettes marquées avec les disques de PETERSEN que chez celles qui n'étaient pas

marquées ou étaient marquées avec un colorant biologique. Leurs résultats ne permettent cependant pas de dire s'il s'agissait d'une mortalité initiale, d'une mortalité échelonnée ou des deux à la fois. En mer, WELKER et al (1975) ont obtenu un meilleur taux de recapture avec les disques qu'avec un colorant biologique mais cela ne contredit pas forcément les résultats de COSTELLO et ALLEN et est peut-être dû essentiellement au fait que la première marque est plus visible. En laboratoire, LUCAS et al (1972) ont observé une mortalité additionnelle échelonnée chez les crevettes marquées avec les disques et dont la taille céphalothoracique était inférieure à 35mm, mais non chez les crevettes plus grandes. Au cours d'expériences en laboratoire LE RESTE et MARCILLE (1976c) ont observé chez des Metapenaeus monoceros marqués avec des disques une mortalité additionnelle échelonnée chez toutes les crevettes (dont L_c mesurait jusque environ 35mm) mais plus particulièrement chez celles dont la taille céphalothoracique était inférieure à 25mm.

Au cours d'expériences de marquage en mer avec des disques de PETERSEN, LINDNER et ANDERSON (1956), IVERSEN et JONES (1962), GARCIA (1975) ont noté que le taux de recapture était plus élevé pour les grandes crevettes que pour les petites et pensent que la mortalité additionnelle due à la marque est moins grande chez les premières. Nous avons représenté dans la fig. 53 A, p. 198, les taux de recapture en fonction de la taille au marquage lors des expériences 4 et 5. Dans l'expérience 4, où les crevettes mesuraient entre 8 et 17 cm ($15 \leq L_c < 40\text{mm}$) (fig. 53 B, p. 198), le taux de recapture a été nul pour celles qui mesuraient moins de 10cm ($L_c < 20\text{mm}$); il est maximal pour celles mesurant entre 12 et 13, 7cm ($25 < L_c < 30\text{cm}$) et tend ensuite à diminuer. Dans l'expérience 5, où les crevettes mesuraient entre 10 et 17cm ($20 < L_c < 40\text{mm}$), le taux

de recapture reste à peu près le même quelle que soit la taille. Il n'y a donc que pour les crevettes mesurant moins de 10cm au moment du marquage que l'on observe une anomalie négative indéniable dans le taux de recapture. Ces crevettes mesuraient une douzaine de centimètres au moment de l'ouverture de la pêcherie et pouvaient être capturées par le chalut ; il ne s'agit donc pas d'un phénomène de sélectivité des crevettes en fonction de la taille ; leur absence dans les recaptures tient très vraisemblablement au fait qu'elles ont moins bien supporté la marque. Il n'est pas possible de dire si la mortalité a été initiale ou échelonnée.

Pour minimiser ce type d'erreur, nous n'avons tenu compte que des crevettes mesurant plus de 10cm ($L_c > 20\text{mm}$).

e) Migration des crevettes marquées hors de la zone de pêche

Nous avons tenu compte de l'ensemble des aires de pêche de la zone de Nosy-Bé. La région ayant été très prospectée, la zone de pêche s'identifie maintenant très probablement avec l'aire de répartition de l'espèce dans cette zone.

Nous verrons cependant que sept semaines après l'ouverture de la pêcherie le nombre de recaptures a diminué brutalement pour les crevettes des deux expériences. Nous ne connaissons pas la cause de ce phénomène. Cependant il a été vu au chapitre 2 qu'à cette époque les crevettes tendent à s'éloigner de la côte quand elles grandissent. Il est donc possible qu'elles aient gagné alors des fonds un peu plus profonds mais que les chalutiers ne les aient pas suivies du fait que leur nombre était trop minime pour que leur pêche soit intéressante. Nous avons admis cette hypothèse et n'avons tenu compte que des recaptures des sept premières semaines qui ont suivi l'ouverture de la pêcherie.

f) Vulnérabilité différente à la pêche des crevettes marquées et non marquées

Il n'y a probablement pas de phénomène d'échappement à travers les mailles du chalut chez les crevettes mesurant plus de 10cm et la marque, en favorisant l'accrochage, ne peut donc augmenter le taux de retenue.

g) Dispersion non uniforme des crevettes marquées au sein de la population non marquée

Nous avons dit que le choix des expériences 4 et 5 pour l'étude des mortalités rendait peu probable ce type d'erreur.

En conclusion, compte tenu des précautions prises, nous pensons que le principal risque d'erreur est celui provenant d'une mortalité additionnelle due à la marque et échelonnée dans le temps chez les plus jeunes crevettes.

2. RESULTATS

Il nous faut porter les logarithmes des recaptures des crevettes marquées par unité d'intensité de pêche en fonction du point médian de l'intervalle de temps. En fait, il semble que l'on puisse considérer que l'aire de la pêcherie ne varie pas tout au long de l'expérience ; on peut donc prendre l'aire de la pêcherie comme unité de surface et l'intensité de pêche est alors égale à l'effort de pêche. Celui-ci a varié tout au long de l'expérience. Comme pour les captures, les efforts de pêche ont été regroupés par intervalles d'une semaine. Pour l'ensemble de l'expérience, l'effort moyen par semaine est égal à la moyenne des efforts hebdomadaires. Cet effort moyen a été pris comme unité ce qui permet d'écrire, puisque f devient égal à 1, $F/\text{semaine} = q$.

L'ensemble des données et les valeurs de $\frac{r}{F}$ sont présentées dans le tableau 14.

semaine	intervalle	effort de pêche		expérience 4		expérience 5	
		f_1 unité= 1heure	f_2 unité= 596 heures	recap- tures n_1	$\log \frac{n_1}{f_1}$	recap- tures n_2	$\log \frac{n_2}{f_2}$
16-23/2	1	399	0,67	36	3,98	33	3,90
24-31/2	2	350	0,58	17	3,38	30	3,95
1-8/3	3	1088	1,81	47	3,26	42	3,14
9-15/3	4	519	0,86	27	3,45	24	3,33
16-23/3	5	652	1,08	12	2,41	27	3,22
24-31/3	6	406	0,67	9	2,60	27	3,70
1-8/4	7	761	1,26	20	2,76	25	2,99
		m=596	m=1				

Tableau 14. Données concernant les efforts de pêche et les recaptures lors des expériences 4 et 5.

Dans la fig. 54, p.198 nous avons présenté les points correspondant aux recaptures pour les 11 semaines qu'ont duré les expériences 4 et 5. Pour chacune des deux expériences les droites d'ajustement (droites de régression) ont été calculées pour les sept premières semaines seulement pour la raison exposée au paragraphe précédent.

Expérience 4

- Nombre de crevettes marquées $N_0 = 1297$;
- Intervalle de temps entre le marquage et l'ouverture de la pêcherie, $t=1,83$ mois ;

Le calcul de la droite d'ajustement permet d'obtenir :

$$Z/\text{semaines} = 0,216 \text{ d'où } Z/\text{mois} = 0,93 ; r = 0,85$$

$$FN = 48,36$$

Les coefficients de mortalité instantanée F et X peuvent être calculés par les deux méthodes décrites précédemment.

a) Première estimation de F et X

Nous prenons au départ $X/\text{mois} = 0,89$ qui est la valeur moyenne trouvée lors des expériences 1 et 2 (LE RESTE et MARCILLE, 1976)(13). Nous obtenons

$N = 501 ; F/\text{semaine} = 0,096 \text{ d'où } F/\text{mois} = 0,41$ $\text{et } X/\text{mois} = 0,52$

b) Deuxième estimation de F et X

Le nombre total de crevettes recapturées $N_T = 168$;
La durée T de l'expérience = 1,63 mois ; nous obtenons

$N = 490 ; F/\text{mois} = 0,40 ; X/\text{mois} = 0,53$

c) Estimation moyenne de F et X

Nous retiendrons les valeurs correspondant à la moyenne des estimations précédemment obtenues :

$F / \text{mois} = 0,40 \quad \text{et } X/\text{mois} = 0,52$
--

Expérience 5

- Nombre de crevettes marquées $N_0 = 963$;
- Intervalle de temps entre le marquage et l'ouverture de la pêcherie, $t = 1,37$ mois ;

(13) Nous avons dit que ces résultats étaient biaisés du fait notamment que le mélange des populations marquées et non marquées était insuffisant.

Le calcul de la droite d'ajustement permet d'obtenir:

$$\begin{aligned} Z/\text{semaine} &= 0,113 \text{ d'où } Z/\text{mois} = 0,48 ; \quad r = 0,63 \\ FN &= 47,24 \end{aligned}$$

a) Première estimation de F et X

Nous prenons toujours au départ $X/\text{mois} = 0,89$. Nous obtenons

$$\begin{aligned} N &= 730 ; \quad F/\text{semaine} = 0,065 \text{ d'où } F/\text{mois} = 0,28 \\ &\quad \text{et} \quad X/\text{mois} = 0,20 \end{aligned}$$

b) Deuxième estimation de F et X

Le nombre total de crevettes recapturées $N_T = 208$;

La durée T de l'expérience = 1,63 mois ; nous obtenons :

$$N = 711 ; \quad F/\text{mois} = 0,26 ; \quad X/\text{mois} = 0,22$$

c) Estimation moyenne de F et X

$$F/\text{mois} = 0,27 \quad \text{et} \quad X/\text{mois} = 0,21$$

3. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les valeurs trouvées pour F et X lors des deux expériences 4 et 5 sont :

expérience 4 : $F/\text{mois} = 0,40$; $X/\text{mois} = 0,52$

expérience 5 : $F/\text{mois} = 0,27$; $X/\text{mois} = 0,21$

D'où peuvent venir les différences constatées entre les deux expériences ?

Les crevettes de l'expérience 4 sont un peu plus âgées que celles de l'expérience 5 comme le montre la fig. 53B, p.198, où sont représentées les distributions de taille au moment du marquage. Cette différence est nécessairement plus accusée encore au moment de l'ouverture de la pêcherie puisque le marquage 4 a été fait 15 jours avant le marquage 5. Il est alors possible que tout au long de l'expérience les plus grandes crevettes de l'expérience 4, tendant à gagner des eaux un peu plus profondes, aient occupé une place marginale dans la zone de pêche et aient été moins pêchées que les crevettes de l'expérience 5.

Aucun biais de ce genre ne semble être intervenu dans l'expérience 5 jusqu'à la fin de la septième semaine de pêche et ce sont donc les valeurs trouvées au cours de cette expérience que nous retiendrons, soit :

F/mois	X/mois	Z/mois
0,27	0,21	0,48

La valeur de F correspond à un effort de 596 heures de pêche par semaine sur une aire de 215km² d'un chalutier de 150CV.

Il est probable que la valeur de X inclut une mortalité additionnelle due à la marque. Cependant, cette mortalité a dû être surtout sensible chez les **plus** jeunes crevettes, les trois ou quatre semaines qui ont suivi le marquage (jusqu'à et y compris la première mue). La valeur de X ayant été calculée sur une durée de trois mois, la mortalité additionnelle doit être très amortie et la valeur trouvée pour X doit donc être assez proche de celle de la mortalité naturelle.

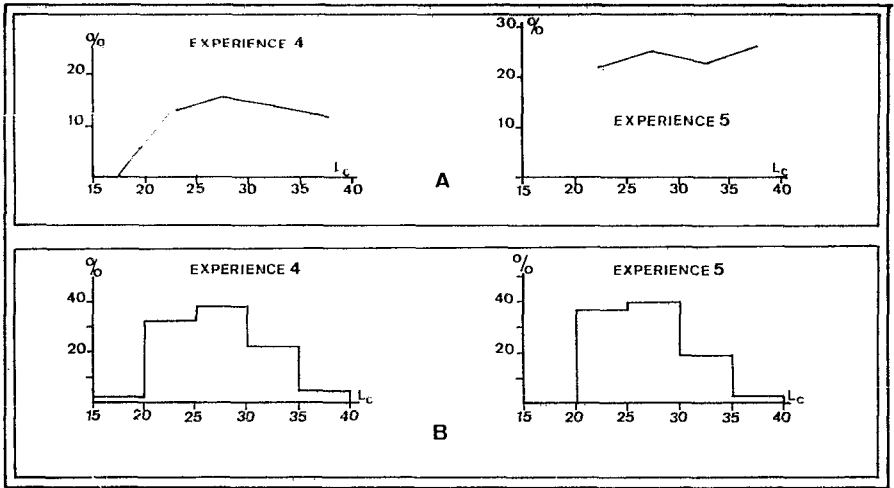


Fig. 53 - Expériences de marquage 4 et 5. A) Taux de recaptures en fonction de la taille au moment du marquage. B) Histogrammes de taille au moment du marquage.

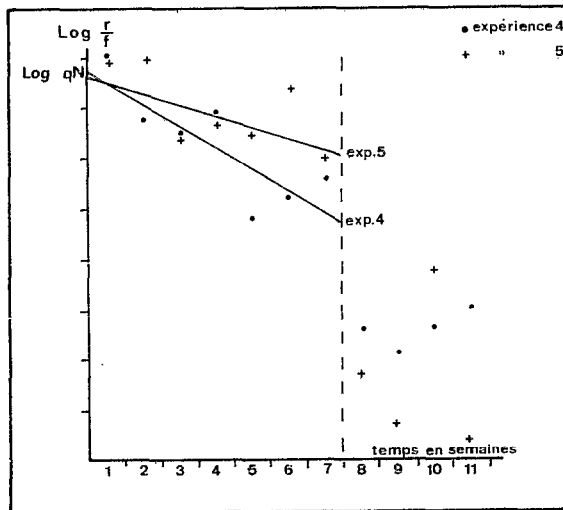


Fig. 54 - Expériences de marquage 4 et 5. Recaptures hebdomadaires par unité d'intensité de pêche en fonction du temps. Les marquages ont eu lieu pendant la période de fermeture annuelle de la pêcherie et le temps 0 correspond ici à la date d'ouverture de la pêcherie. Les droites d'ajustement ont été calculées avec les résultats des sept premières semaines seulement car il semble qu'ensuite les crevettes tendent à quitter la pêcherie.

4. COMPARAISON AVEC LES RESULTATS RAPPORTES DANS LA LITTERATURE

Aux Indes, KURUP et RAO (1974) ont étudié la mortalité totale chez les mâles et les femelles de P. indicus en analysant la diminution d'abondance d'une classe d'âge. Ils ont trouvé des valeurs de Z égales à 0,25 et 0,17 respectivement pour les mâles et les femelles. Ces résultats ne sont pas comparables avec les nôtres puisqu'on ne connaît pas la mortalité par pêche qu'ils incluent. Leurs calculs font intervenir les valeurs des paramètres de croissance et nous avons dit que ceux trouvés pour les femelles sont probablement biaisés ; la valeur de Z trouvée pour les femelles est donc vraisemblablement biaisée également. Celle trouvée pour les mâles est du même ordre que celle que nous avons trouvée pour X, ce qui signifie que nos résultats ne sont identiques avec ceux trouvés par KURUP et RAO chez les mâles que si la mortalité par pêche dans leur zone d'étude est négligeable.

Nous avons présenté dans le tableau 15 les valeurs trouvées pour F et X chez d'autres espèces ; pour faciliter la comparaison des résultats nous les avons traduits en taux instantanés de mortalité par mois.

KUTKUHN (1966) a trouvé des valeurs de F et X très élevées qui l'ont amené à penser que toutes mesures de protection des jeunes crevettes dans la pêcherie industrielle serait néfaste. Il est probable que la petite taille des crevettes marquées, bien que le marquage ait été fait avec un colorant biologique, a été la cause d'une mortalité additionnelle très importante qui a biaisé les résultats. La même remarque est sans doute valable pour les résultats de KLIMA (1974). Les autres résultats ne sont pas très éloignés des nôtres.

Auteur	Espèce	zone d'étude	Origine des données	Taille moyenne (mm)	X	F
BERRY 1965	<u>P. duorarum</u>	Floride	statistiques de pêche		0,04 0,12	0,36
KUTKUHN 1966	<u>P. duorarum</u>	Floride	marquages au bleu trypan	90	1,68	2,48
COSTELLO et ALLEN 1968	<u>P. duorarum</u>	Floride Tortugas	bleu trypan	124	0,44	0,28
		Floride Sanibel	fast green	131	0,33	0,14
GARCIA 1975	<u>P. duorarum</u>	Côte d'Ivoire	disques de Petersen		0,17	0,15
KLIMA* 1974	<u>P. setiferus</u>	Texas	fast green	98	0,96	0,52
					0,97	0,41
					0,70	0,18

Tableau 15. Résultats concernant les études de mortalité rapportés dans la littérature. Les valeurs pour F et X ont été rapportées à un mois pour qu'elles soient comparables.

(* Les valeurs trouvées correspondent à trois estimations faites à partir d'une seule expérience ; l'auteur pense que les valeurs qu'il a trouvées sont biaisées).

En conclusion, nous pensons que les marquages avec les disques de PETERSEN permettent de faire une étude valable des mortalités. La marque induit sans doute une mortalité additionnelle mais celle-ci paraît assez faible ; il est probable qu'elle est surtout sensible durant les premières semaines qui suivent le marquage et que si l'expérience dure suffisamment longtemps, la valeur trouvée pour X doit être assez proche de celle de M. Nos valeurs sont cependant basées sur les données d'une seule expérience et doivent donc être considérées avec prudence.

CYCLE BIOLOGIQUE DE *PENAEUS INDICUS*

Grâce aux résultats acquis tout au long de cette étude le moment nous paraît maintenant venu d'essayer de comprendre comment l'espèce s'est adaptée à son environnement pour se perpétuer.

1. ETUDE THEORIQUE DU RYTHME DE SUCCESSION DES GENERATIONS

Le problème est de savoir quand, lorsqu'il y a une période de ponte, la génération qui en est issue sera responsable à son tour d'une autre période de ponte.

1.1. Méthode

La fécondité F d'une génération à un moment donné va dépendre :

- du nombre N de femelles encore vivantes, donc de la valeur du coefficient de mortalité instantanée Z ;
- du pourcentage m de femelles mûres qui va dépendre lui-même de la taille des crevettes, donc de la croissance, et des

conditions plus ou moins favorables à la maturation des gonades ;

- de la fécondité f de chaque femelle mûre, qui dépend de sa taille (équation de RAO, 1968).

Nous aurons alors $F = f \times m \times N$

Comme la taille minimale de maturité correspond à $L_c = 27$ mm, il suffit d'étudier l'évolution de la fécondité à partir du moment où les crevettes sont âgées de 4 mois. Puisque nous ne connaissons pas l'importance réelle de la population à cet âge, nous ne pouvons étudier qu'un échantillon et fixons arbitrairement à 100 le nombre de femelles qui le composent. La fécondité totale est déterminée à intervalles de 15 jours jusqu'à ce que les crevettes aient atteint l'âge de 10 mois (nos paramètres de croissance et de mortalité ne sont plus valables pour les crevettes plus âgées).

1.2. Résultats

Il faut un point de départ au cycle et il nous semble logique de le placer à l'époque où les conditions sont les plus favorables à la maturation des gonades, c'est-à-dire entre septembre et décembre.

Première génération :

Si nous plaçons précisément le début du cycle au mois d'octobre, les femelles vont atteindre la taille minimale de maturité au mois de février. Les paramètres de croissance et les taux de mortalité ont été calculés en saison humide et peuvent donc être appliqués à l'échantillon que nous étudions. Par ailleurs, les conditions sont moyennement favorables à la maturation des gonades et nous avons donc tenu compte, pour calculer le taux de femelles mûres en fonction de la taille, des résultats

de CHABANNE et PLANTE, 1972. Dans le tableau 16, nous avons présenté les données concernant la taille, le nombre de femelles vivantes, la fécondité moyenne par femelle ($f \times m$) ainsi que la fécondité totale à chaque date.

On constate qu'à l'échelle de la population le maximum de ponte a lieu lorsque les individus sont âgés de 5,5 à 7 mois; il va donc se situer entre fin mars et début mai.

Deuxième génération :

Nous avons admis au chapitre 5 que, la température restant élevée en saison sèche, la croissance en cette saison devrait être assez voisine de celle observée en saison humide.

Age (mois)	L _c calculé (mm)	fécondité moyenne par femelle $\times 10^3$	nombre de femelles	fécondité totale $\times 10^6$
4	26,5	12	100	1,2
4,5	29	19	79	1,5
5	31,1	34	62	2,1
5,5	32,9	56	49	2,75
6	34,4	70	38	2,6
6,5	35,7	95	30	2,85
7	36,7	115	24	2,75
7,5	37,6	136	19	2,6
8	38,4	160	15	2,4
8,5	39	173	12	2
9	39,6	185	9	1,7
9,5	40	202	7	1,4
10	40,4	220	6	1,3

Tableau 16. Données et résultats concernant l'évolution de la fécondité d'une population de femelles nées en septembre-décembre.

Aussi, si nous plaçons le maximum de ponte au centre de la période de ponte dont est responsable la première génération, c'est-à-dire mi-avril, la taille minimale de maturité sera

atteinte 4 mois plus tard, c'est-à-dire en septembre.

Nous avons vu que jusqu'en novembre les crevettes restent près de la côte et sont donc pêchées plutôt par la pêche artisanale ; les conditions d'environnement et de pêche étant différentes de celles observées en saison humide, nous ne pouvons utiliser la valeur Z trouvée à cette époque. Nous ferons des essais avec différentes valeurs de Z choisies arbitrairement dans un intervalle raisonnable et situées de part et d'autre de la valeur trouvée en saison humide : 0,30 ; 0,40 ; 0,50 ; 0,60.

Par ailleurs, à partir du mois de septembre, jusqu'en décembre, les conditions sont favorables à la maturation des gonades ; nous avons donc utilisé nos propres résultats pour le calcul du pourcentage de femelles mûres en fonction de la taille.

Age (mois)	Taille L_c (mm)	fécondité moyenne par fe- melle $\times 10^3$	fécondité totale de la population pour différentes valeurs de Z							
			$Z=0,30$		$Z=0,40$		$Z=0,50$		$Z=0,60$	
			N	F $\times 10^6$	N	F $\times 10^6$	N	F $\times 10^6$	N	F $\times 10^6$
4	26,5	19	100	1,9	100	1,9	100	1,9	100	1,9
4,5	29	42	86	3,6	82	3,5	78	3,3	74	3,1
5	31,1	67	74	5	67	4,5	61	4,1	55	3,7
5,5	32,9	90	64	5,8	55	5	47	4,3	41	3,7
6	34,4	112	55	6,2	45	5,1	37	4,1	30	3,4
6,5	35,7	135	47	6,4	37	5	29	3,9	22	3
7	36,7	152	41	6,2	30	4,6	22	3,4	17	2,5
7,5	37,7	167	35	5,8	25	4,1	17	2,9	12	2
8	38,4	184	30	5,6	20	3,7	14	2,5	9	1,7
8,5	39	197	26	5,1	17	3,3	11	2,1	7	1,3
9	39,6	211	22	4,7	14	2,9	8	1,7	5	1
9,5	40	220	19	4,2	11	2,4	6	1,4	4	0,8
10	40,4	233	17	3,9	9	2,1	5	1,2	3	0,6

Tableau 17. Données et résultats concernant l'évolution de la fécondité théorique d'une population née en mars-mai avec différentes hypothèses sur la mortalité totale Z .

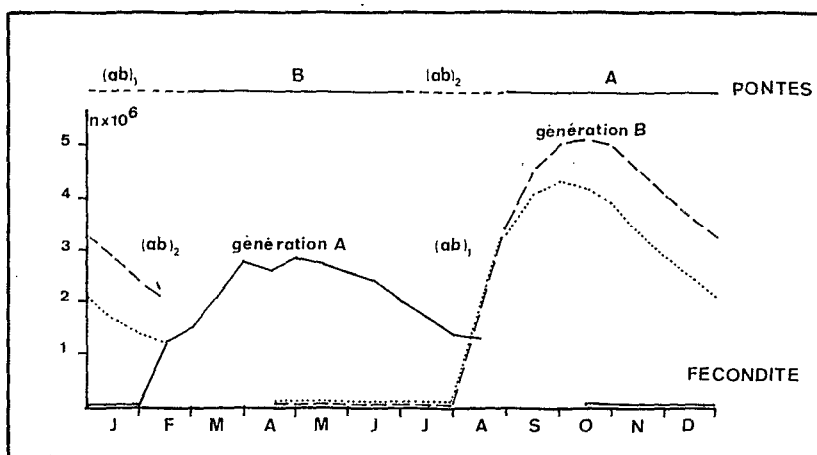


Fig. 55 - Etude théorique et qualitative des variations saisonnières de la fécondité (nombre total d'oeufs mûrs contenus dans les ovaires) à l'échelle de la population. A partir de la période la plus favorable à la saturation des gonades (octobre-novembre), la fécondité théorique a été calculée chez un échantillon (tel qu'il comprenne 100 femelles au bout de 4 mois, à l'âge de la première maturité, en tenant compte de la croissance, de la mortalité totale, des conditions du milieu plus ou moins favorables à la maturation des gonades, des variations de la fécondité individuelle en fonction de la taille ; on obtient une première courbe de fécondité avec un maximum en avril. A partir de ce point, une nouvelle courbe est calculée avec de nouvelles valeurs pour les paramètres du modèle, en ce qui concerne les conditions plus ou moins favorables à la maturation des gonades et la mortalité ; la mortalité étant alors inconnue, des valeurs de Z entre des limites vraisemblables (entre 0,3 et 0,6/mois) ont été testées ; nous avons présenté ici les deux courbes obtenues avec $Z = 0,4$ (---) et $Z = 0,5$ (....). On obtient ainsi deux périodes de pontes par an avec des maxima respectivement en avril et en octobre. La ponte d'octobre, dont est responsable la génération B, est à l'origine de la génération A et la ponte d'avril, dont est responsable la génération A, est à l'origine de la génération B. A l'intersection des deux courbes de fécondité, vers janvier-février et juillet-août, les fécondités des deux générations s'ajoutent (ceci n'est pas indiqué sur le diagramme), ce qui correspond à des pontes secondaires qui sont à l'origine de cohortes que nous avons appelées $(ab)_1$ et $(ab)_2$.

Pour les différentes valeurs de Z le maximum de fécondité est observé respectivement (tableau 17) 6 à 7 ; 5,5 à 6,5; 5 à 6 et 5 à 5,5 mois après la ponte. En tout état de cause, le maximum de ponte dont est responsable la deuxième génération se situe donc entre septembre et novembre, c'est-à-dire à l'époque où nous avons situé la période de ponte dont est issue la première génération.

1.3. Discussion

Nous avons représenté dans la fig. 55, p. 205, les variations de la fécondité chez les deux générations ; pour la deuxième, nous avons tracé seulement les deux courbes obtenues avec $Z = 0,40$ et $Z = 0,50$ de manière à ne pas surcharger la figure.

Ces résultats concordent avec ceux réellement observés lors de l'étude sur la reproduction, du moins si on s'en tient aux phénomènes qualitatifs. Nous retrouvons les deux maxima principaux d'avril et d'octobre. Il faut noter cependant que dans le schéma théorique la ponte se poursuit à un niveau élevé tout au long du mois de mai, ce qui n'est pas observé dans la réalité. Cela est dû au fait que nous avons supposé comme moyennement favorable à la maturation des gonades les conditions rencontrées par la première génération jusqu'au dixième mois alors que nous avons vu au chapitre 3 qu'elles étaient défavorables en mai et juin. Malheureusement nous n'avons pas de données concernant le pourcentage de femelles mûres en fonction de la taille lorsque les conditions sont défavorables et nous n'avons pu en tenir compte dans le modèle.

Nous comprenons également la signification des pontes de janvier-février et de juillet-août. A ces deux époques, les courbes de fécondité chevauchent et les fécondités s'ajoutent.

Le cycle de reproduction, sur le plan qualitatif, peut donc se résumer ainsi. De septembre à décembre les conditions

externes sont favorables à la maturation des gonades (augmentation de la température et de la nourriture). La génération née de cette période de ponte, que nous appellerons génération A, est responsable de la période de ponte de mars-avril. Cette dernière période de ponte est à l'origine d'une deuxième génération, que nous désignerons par B, qui est responsable de la période de ponte d'octobre-novembre. Vers février d'une part et juillet-août d'autre part, le cumul de femelles âgées d'une génération et de jeunes femelles mûres de la génération suivante provoquent une augmentation du potentiel de fécondité de la population, d'où un maximum de ponte secondaire.

Ce schéma, bien qu'approximatif du fait que tous les paramètres utilisés dans les calculs sont inévitablement entachés d'erreurs, rend cependant parfaitement compte, d'un point de vue qualitatif, des traits essentiels du cycle de reproduction. Ce schéma prend naturellement en compte, d'une manière statistique, puisque les individus de toutes tailles ont été considérés, les variations qui se situent au niveau des individus, notamment celles résultant du fait qu'une femelle peut pondre plus d'une fois.

Cette alternance de génération au cours d'une année justifie qu'au chapitre 3 nous ayons désigné les périodes de ponte de septembre-décembre et de mars à juin par les lettres A et B quand nous considérons les larves mais par B et A quand nous considérons la fécondité des adultes qui étaient à l'origine de ces larves et qui appartenaient à la génération précédente. Nous désignerons par cohortes $(ab)_1$ et $(ab)_2$ les crevettes nées respectivement en janvier-février et juillet-août.

Il ne semble pas que, jusqu'à présent, le développement de la pêcherie ait modifié qualitativement, et d'une façon sensible, le cycle de fécondité. En effet, la succession des pontes observées en 1968-69, alors que l'effort de pêche était insignifiant, est conforme au schéma théorique que nous avons calculé pour une valeur de F/mois égale à 0,27.

Cela n'est pas très étonnant si on se réfère aux résultats obtenus précédemment, lorsque des hypothèses de schémas de variation de la fécondité totale ont été faites en attribuant à Z différentes valeurs (tableau 17). On s'aperçoit alors qu'une augmentation de la mortalité s'accompagne à la fois de la diminution de la fécondité totale et, ce qui nous intéresse plus particulièrement ici, d'une régression dans le temps de la période de ponte. Lorsque la mortalité passe de 0,30 à 0,60, ce qui correspond à une augmentation du même ordre que celle qu'a entraînée le développement de la pêcherie industrielle, la régression est d'environ un mois, ce qui n'est pas considérable. Encore faut-il ajouter que les effets de la pêcherie peuvent être atténués de deux manières.

D'une part, la mortalité naturelle diminue peut-être lorsque la mortalité par pêche augmente. En effet, non seulement l'abondance des crevettes mais celle de concurrents trophiques tels que les poissons benthiques, qui sont également chalutés diminue, ce qui entraîne une augmentation de la nourriture disponible pour chaque crevette. En outre, le chalutage entraîne une diminution du nombre de prédateurs de crevettes.

D'autre part, les contingences du milieu sont fortes. Au mois de mai par exemple, bien que le nombre de femelles soit important, la ponte totale est faible à cause des conditions du milieu défavorables à la maturation des gonades. Une diminution

de l'effort de pêche qui aurait permis le maintien d'une population importante de femelles jusqu'en juin, où les conditions sont également défavorables, n'aurait donc pas décalé sensiblement la période de ponte. Cependant, la période de ponte de septembre-décembre est vraisemblablement plus sensible aux augmentations éventuelles de la mortalité de ce point de vue. En effet, nous avons vu que le maximum de ponte, d'après le modèle, se situe respectivement environ 6,5 et 5,5 mois après la ponte d'origine selon que l'on attribue à Z une valeur de 0,30 ou de 0,60. La ponte d'origine ayant été fixée mi-avril, le maximum de ponte se situe donc fin octobre-début novembre dans le premier cas et fin septembre-début octobre dans le second. Ainsi, quelle que soit la mortalité entre les limites de 0,30 et de 0,60, le maximum de ponte se situe toujours en période favorable à la maturation des gonades ; il en est de même pour les deux mois qui suivent le maximum et durant lesquels la fécondité totale reste élevée. Toute augmentation de la mortalité risque donc de s'accompagner effectivement d'une régression de la période de ponte. Nous verrons ultérieurement que le danger, à cette époque, vient de la pêche artisanale.

En conclusion, le cycle biologique de l'espèce est très court puisqu'il y a deux générations par an.

2. ETUDE DU DEVENIR DES GENERATIONS

Le problème est maintenant de savoir ce que deviennent les générations A et B au cours de leur développement.

Nous n'avons pas étudié la mortalité chez les crevettes mesurant moins de 10cm et ne sommes donc pas en mesure de

calculer un modèle permettant de rendre compte des variations d'abondance de chacune des deux générations au cours de leur développement. Nous pouvons néanmoins comparer l'importance de chaque génération dans les différents biotopes et avoir ainsi une idée de la manière dont chacune s'est développée.

2.1. Méthode

Le premier problème consiste à délimiter les générations sur les courbes de variations saisonnières d'abondance dans chaque biotope.

Nous nous sommes référé pour cela aux histogrammes de taille des fig. 33 à 35, p.104 à 106 sur lesquels nous avons porté, comme cela a déjà été décrit, les courbes de croissance calculées au chapitre 5, de manière à suivre les progressions modales, qui n'apparaissent pas évidentes de prime abord. Ces progressions, qui visualisent le passage des cohortes, ont été appliquées sur les courbes de variation saisonnière d'abondance dans les différents biotopes qui ont été présentées au chapitre 4. Cette trame nous a ainsi permis de délimiter dans chaque biotope les portions de courbe appartenant aux générations A et B.

L'importance relative de chaque génération dans les biotopes successifs a ensuite été calculée de la manière suivante. Pour chaque courbe, nous avons repéré d'un trait vertical les dates de début et de fin de chaque génération (fig. 56, p.212). Pour chaque génération, l'aire délimitée par les traits verticaux, l'axe des abscisses et la courbe a été calculée puis estimée en pourcentage par rapport au total des deux aires. La délimitation des aires pour chaque courbe est représentée dans la fig. 56, p.212 .

2.2. Résultats et discussion

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau

18. Il ne faut pas accorder une importance excessive aux valeurs "en soi" successives du rapport $\frac{N_A}{N_B}$; en effet, outre les insuffisances d'échantillonnage, il faut tenir compte du fait que les tailles de recrutement et la durée de séjour dans un biotope donné varient d'un moment à l'autre de l'année et que les abondances dans ce biotope ne sont donc pas absolument comparables. Il est par contre intéressant de considérer l'évolution

	Génération A $\frac{N_A \times 100}{N_A + N_B}$	Génération B $\frac{N_B \times 100}{N_A + N_B}$	$\frac{N_A}{N_B}$
Protozoés	30	70	0,4
Postlarves (luge)	42	58	0,7
Juveniles (estuaire)	42	58	0,7
pêcherie artisanale	53	47	1,1
pêcherie industrielle	82	18	4,6
fécondité	87	13	6,7

Tableau 18. Importance relative des générations A et B à différents stades du développement.

générale de la valeur de ce rapport qui, elle, est significative et montre que l'importance relative de la génération A ne cesse d'augmenter depuis la larve jusqu'à la femelle mûre ; à tel point qu'à partir de 2,5 fois moins de larves elle a produit 6,7 fois plus d'oeufs mûrs que la génération B. Il apparaît donc que tout au long de leur vie, les crevettes de la première génération ont bénéficié d'un taux de mortalité instantané plus faible que celui des crevettes de la deuxième génération. Cette différence dans les taux de mortalité résulte naturellement de

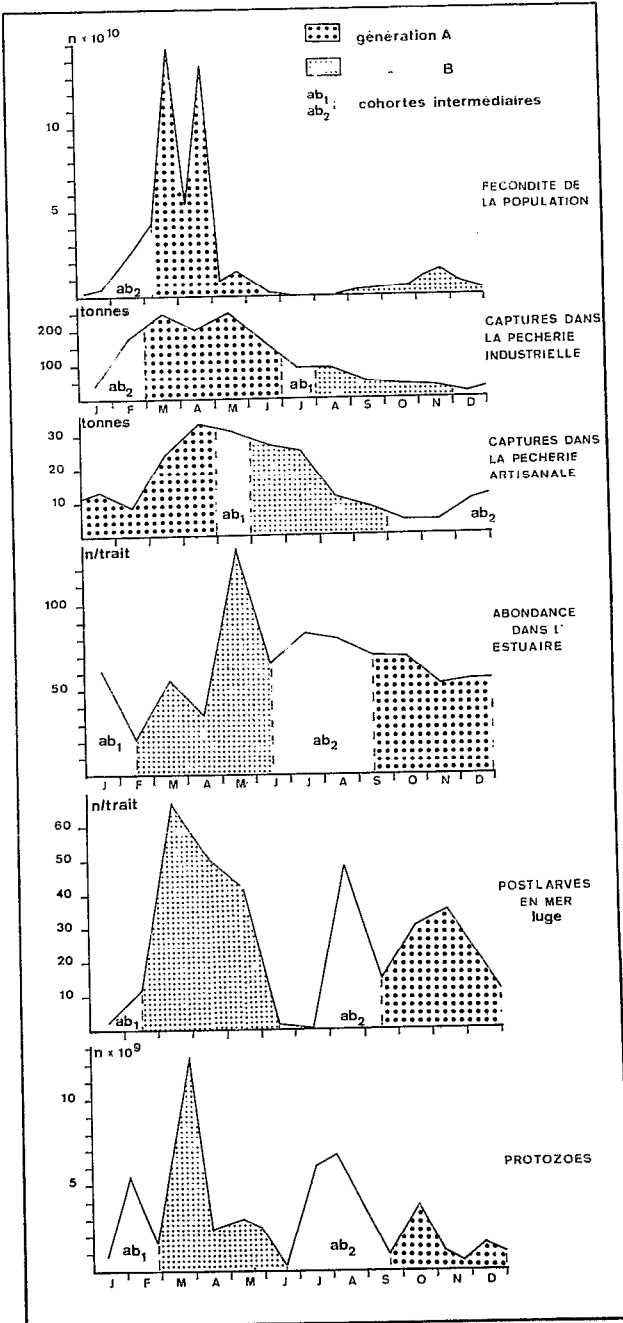


Fig. 56 - Evolution des générations A et B ; on note que l'importance relative de la génération A tend à augmenter alors que celle de la génération B tend à diminuer.

différences dans les conditions d'environnement. Nous allons étudier les phénomènes qui sont susceptibles d'avoir agi aux étapes successives du développement.

a) Vie en mer

Nous avons déjà dit qu'en saison humide, l'apport d'eau douce induit une circulation estuaire : une eau superficielle dessalée coule vers le large tandis qu'un courant sous jacent d'eau salée remonte vers la côte. Cependant, d'après PITON et MAGNIER (1971), l'épaisseur du courant de surface est d'une dizaine de mètres si bien que dans la zone côtière où vivent les crevettes il est difficile aux larves, quelle que soit la profondeur à laquelle elles vivent, d'échapper à la dérive vers le large. Aussi, même si un certain nombre d'entre elles peuvent être reprises ultérieurement par le contre-courant il est possible que beaucoup sont disséminées vers l'extérieur de la baie et meurent.

Le système estuaire persistant jusqu'en mai, les larves de la génération B sont largement intéressées par ce phénomène de dispersion. Celles de la génération A, au contraire, vivent dans un milieu stable et la dissémination est probablement faible, voire nulle.

b) Recrutement dans les estuaires

Il a été dit au chapitre 2 que les postlarves étaient recrutées à un stade plus avancé entre décembre et mars que pendant le reste de l'année ; ce retard dans le recrutement intéresse les deux générations ; la génération A en décembre et la génération B en mars. On note cependant qu'il y a peu de larves et postlarves en décembre et beaucoup en mars ; la génération B est donc plus touchée par ce retard que la génération A. Comme il est probable que le séjour prolongé des postlarves en mer est nuisible,

la mortalité à ce stade a dû être élevée chez la génération B.

c) Vie dans la zone intertidale

Les premières crevettes de la génération A sont recrutées dans la zone intertidale en novembre et cette génération est exploitée par la pêche artisanale jusqu'en avril (fig. 56, p. 212). Celles de la génération B commencent à être recrutées en avril et la génération est exploitée par la pêche artisanale jusqu'en septembre. Voyons quelles sont les conditions d'environnement à ces époques.

De novembre à avril les apports terrigènes sont importants ; l'abondance de la biomasse zooplanctonique (fig. 22, p. 47) témoigne de la richesse trophique du milieu. Par ailleurs, à partir de décembre, c'est-à-dire avant que les premières crevettes de la génération A n'atteignent une dizaine de centimètres, un gradient de salinité côte-large s'installe et favorise, nous l'avons vu, la migration des subadultes vers le large. La zone côtière, exceptionnellement favorable au développement des jeunes, leur est ainsi réservée, ce qui permet d'éviter l'épuisement du milieu.

D'avril à septembre les apports terrigènes sont minimes, ce qui se traduit en particulier par une très forte diminution de l'apport de sels nutritifs et de débris organiques. La carence en sels nutritifs entraîne une diminution de phytoplancton et, par suite, du zooplancton (fig. 22, p. 47). L'arrêt des apports de débris organiques est sans doute moins grave dans la zone côtière du fait de la présence de la mangrove, si bien que les détritivores et notamment les Pénéides sont probablement moins défavorisés que les phytophages ; mais la conséquence de ceci est que le rôle des premiers en tant

que producteurs secondaires doit s'accroître et qu'ils doivent devenir les proies privilégiées, sinon uniques, des carnivores.

En outre, avant que les premières crevettes de la génération B aient une dizaine de centimètres, le gradient de salinité côte-large disparaît, ce qui freine, nous l'avons vu, la migration des crevettes vers le large. Les individus âgés concurrencent donc les jeunes dans la recherche de la nourriture, accélérant ainsi l'appauvrissement du milieu. Dans ces conditions, il n'est pas exclu que le cannibalisme, fréquemment observé en élevage au moment des mues, fasse son apparition au sein de la population de P. indicus.

d) Vie en mer

Les crevettes de la génération A sont recrutées en mer en janvier et février et sont pêchées jusqu'en juin. Celles de la génération B restent cantonnées dans la zone intertidale jusqu'à un âge avancé et ne migrent en mer que pour se reproduire, à partir de septembre.

Il a été vu dans la deuxième partie que l'homogénéisation de la couche d'eau en juillet dans la zone 0-10m provoquait une augmentation de la biomasse phyto et zooplanctonique. Puisque l'enrichissement trophique se fait alors à partir du sédiment il semble que jusque là ce dernier ait été assez riche pour permettre le développement de la microflore et de la microfaune benthiques aux dépens desquelles se nourrissent en grande partie les crevettes. Nous avons vu également qu'à partir de mi-septembre l'augmentation de la température provoque un enrichissement trophique du milieu.

En conséquence, même s'il est possible qu'un appauvrissement du sédiment en mer entre juillet et septembre explique pour une part la brusque disparition des crevettes de la

génération A fin juin-début juillet et le cantonnement de celles de la génération B dans la zone intertidale en saison fraîche, les crevettes qui sont trouvées en mer, qu'elles appartiennent à l'une ou l'autre génération, ne semblent pas avoir pâti d'un manque de nourriture.

En conclusion, il ressort que pendant la plus grande partie de leur vie, les crevettes de la génération A ont rencontré des conditions bien meilleures que celles de la génération B et il n'est donc pas étonnant qu'elles aient bénéficié d'un taux de mortalité plus faible.

Il existe ainsi au cours d'une année une alternance de deux générations. La première (A) est issue de pontes relativement modestes entre septembre et décembre, avec un maximum en octobre-novembre. Les crevettes de cette génération rencontrent tout au long de leur développement des conditions exceptionnellement favorables et bénéficient ainsi d'un taux de mortalité faible. Il en résulte qu'un grand nombre d'entre elles parviennent à l'état adulte et se reproduisent. Cette période de reproduction se situe entre mars et juin, avec un maximum en mars-avril. Bien que les conditions ne soient que moyennement favorables (mars-avril) ou même mauvaises (mai-juin) pour la maturation des gonades, le nombre d'oeufs émis est très grand à cause du grand nombre de génitrices. La deuxième génération (B) qui est issue de cette période de reproduction comprend au départ un très grand nombre d'individus ; mais les conditions rencontrées au cours du développement sont défavorables, ce qui provoque une mortalité élevée. De ce fait, un nombre restreint de crevettes parviennent à l'état adulte et se reproduisent. Aussi, malgré des conditions très favorables à la maturation

des gonades, l'importance de la ponte à l'échelle de la population est faible. Cette période de ponte se situe entre septembre et décembre et nous sommes ainsi ramené au point de départ du cycle. Le diagramme de la fig. 57, p. 218, illustre d'une manière simple cette alternance de génération.

Nous terminerons par une étude rapide des deux cohortes $(ab)_1$ et $(ab)_2$. Nous avons vu au premier paragraphe de ce chapitre que les pontes qui leur ont donné naissance se situent à des périodes où il y a à la fois des femelles adultes âgées d'une génération et jeunes de l'autre. Par ailleurs, puisque ces périodes (janvier-février et juillet-août) sont distantes de six mois, ce qui, nous l'avons vu, est à peu près l'intervalle de temps séparant la naissance des crevettes d'une génération du maximum de ponte dont sera responsable cette génération, les crevettes nées en janvier-février $(ab)_1$ sont susceptibles de présenter un maximum de fécondité en juillet-août. Il y a donc théoriquement à ces deux époques des femelles en état de se reproduire. Il semble en outre que les conditions soient moyennement favorables à la maturation des gonades à ces deux époques. Cela a été mis en évidence en janvier-février (fig. 42, p. 136); nous avons dit également que le maximum trophique secondaire observé dans la zone 0-10m en juillet-août pouvait créer alors des conditions relativement favorables à la maturation des gonades.

Les deux cohortes ont une importance modeste tout au long de leur développement. Les conditions d'environnement qu'elles rencontrent sont moins accentuées, dans un sens favorable ou défavorable, que celles qu'ont connues les deux générations A et B; aussi l'influence de ces conditions sur le devenir des cohortes est difficile à étudier.

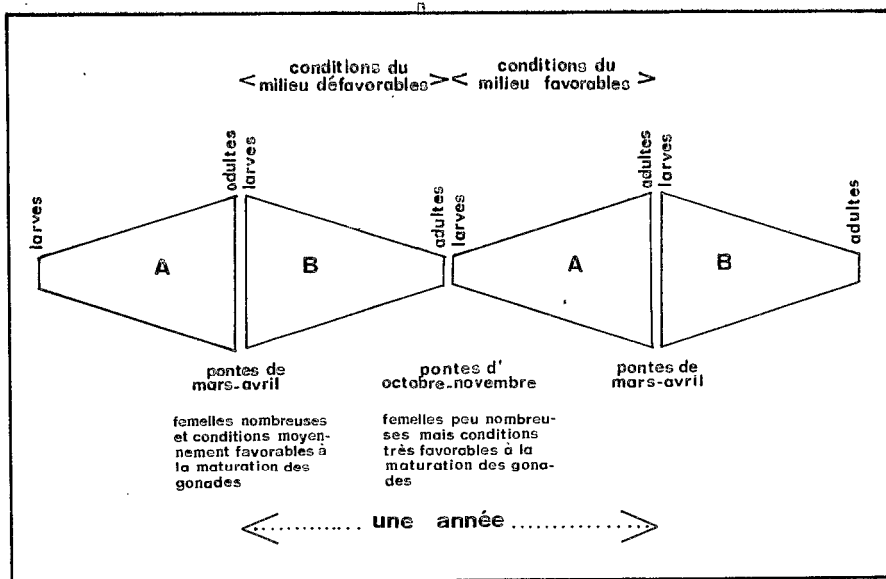


Fig. 57 - Diagramme du cycle biologique d'une population avec alternance de générations ; importance relative des deux générations A et B au cours de leur développement.

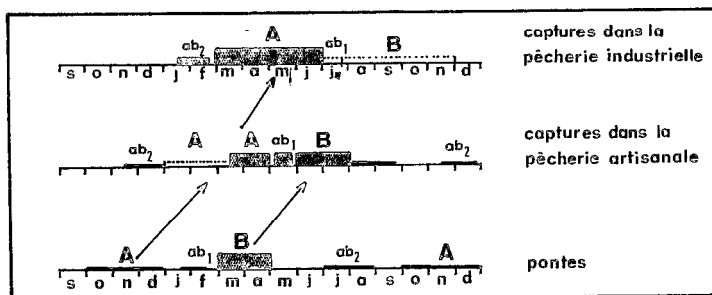


Fig. 58 - Diagramme représentant les périodes de pontes et les saisons de pêche (l'épaisseur du trait est grossièrement proportionnelle à l'importance de la production). Les traits en pointillés, dans les pêcheries, indiquent les périodes où les captures sont presque nulles en dépit de ce qu'auraient pu laisser espérer les variations saisonnières des pontes : dans la pêche artisanale, en janvier-février, parce que les crevettes de la génération A quittent alors très tôt la zone intertidale ; dans la pêche industrielle, de juillet à novembre, parce que celles de la génération B ne gagnent la zone de chalutage qu'au moment de la ponte et que par ailleurs les crevettes de cette génération ont subi une mortalité anormalement élevée du fait des conditions du milieu défavorables rencontrées tout au long de leur développement.

3. REPERCUSSIONS DU RYTHME BIOLOGIQUE SUR LES CAPTURES DES PÊCHERIES

3.1. Composition des captures

L'examen de la fig. 56, p.212 permet d'apprécier la part que prennent les deux générations A et B et les deux cohortes $(ab)_1$ et $(ab)_2$ dans les pêcheries artisanale et industrielle.

Pêcherie artisanale :

La saison de pêche se situe entre mars et juillet et une légère recrudescence des captures est observée en décembre-janvier. Il apparaît que les captures de mars-avril concernent la génération A, celles de mai la cohorte $(ab)_1$, celles de juin à août la génération B. Les captures de décembre-janvier concernent la cohorte $(ab)_2$.

Pêcherie industrielle :

La saison de pêche se situe entre février et juin. Il apparaît que les captures de février concernent la cohorte $(ab)_2$, celles de mars à juin la génération A.

Ainsi les crevettes issues des pontes d'octobre-novembre sont responsables de près de la moitié des captures durant la saison de pêche dans la pêcherie artisanale et de la quasi totalité des captures dans la pêcherie industrielle. Les crevettes issues des pontes de mars-avril ne sont responsables que de la moitié environ des captures dans la pêcherie artisanale et ne participent pas à celles de la pêcherie industrielle pendant la saison de pêche.

Les résultats sont représentés, schématisés, dans le diagramme de la fig. 58, p.218. Les pontes et les captures

dans les deux pêcheries sont représentées par un trait dont l'épaisseur est grossièrement proportionnelle à l'importance des pontes et des captures.

Ce diagramme met par ailleurs en évidence un paradoxe qui avait déjà été relevé au chapitre 4 mais que nous n'avions pas encore expliqué : la pêcherie industrielle est légèrement décalée et en avance par rapport à la pêcherie artisanale alors que les crevettes traversent la zone intertidale avant de migrer en mer. Ce paradoxe est facilement explicable si on se réfère aux résultats concernant les variations de la taille de migration. Il a été établi au chapitre 2 que les crevettes quittent la zone intertidale à un stade plus jeune en janvier-février-mars qu'en juin-juillet-août.

Entre janvier et mars la plupart des crevettes quittent la zone intertidale avant d'avoir atteint la taille commerciale. Celles qui sont pêchées dans cette zone sont de petite taille et n'apparaissent pas dans les statistiques. C'est dans la zone de chalutage que les crevettes commencent à atteindre, vers début mars, la taille commerciale et qu'elles sont répertoriées. A partir de fin mars les crevettes restent un peu plus longtemps dans la zone intertidale et y atteignent une taille suffisante pour être prises en compte dans les statistiques.

En juin-juillet-août, au contraire, les crevettes sont bloquées dans la zone intertidale. Il s'agit de la génération B qui, on l'a vu, est pêchée presque en totalité dans cette zone et est exploitée jusqu'en juillet. Dans la pêcherie industrielle la génération A donne des captures importantes jusqu'en juin et n'est pas relayée par la génération B.

3.2. Conséquences pour une exploitation rationnelle du stock

Le problème est de pêcher le plus fort tonnage possible tout en ne diminuant pas la capacité de reproduction du stock.

Une étude approfondie sur la rationalisation de l'exploitation des stocks de crevettes malgaches est actuellement en cours (MARCILLE, en préparation) et nous ne donnerons ici, pour chacune des pêcheries, que quelques indications d'ordre qualitatif qui découlent de notre étude.

a) Obtention d'un tonnage maximum

. Pêcherie artisanale

Deux points intéressants ont été acquis au cours de cette étude :

- les crevettes commencent à migrer dans la zone intertidale dès qu'elles atteignent 3cm et elles peuvent être pêchées par les barrages dès cette taille ; or les crevettes mesurant moins de 10cm n'ont qu'une faible valeur marchande ;
- de juin à novembre, les crevettes quittent la zone intertidale à un stade avancé et ne sont recrutées en mer qu'à partir de 11cm pour les mâles et de 13,5cm pour les femelles ; dans la zone intertidale les crevettes de grande taille concurrencent les jeunes dans la recherche de la nourriture ce qui constitue probablement une des causes de la mortalité élevée constatée à cette époque.

Ces faits nous incitent à préconiser le maintien de la pêche artisanale dans la zone intertidale à condition que soit interdite la pêche des crevettes mesurant moins de 10cm.

Dès 1970 (15) nous avons proposé deux solutions permettant d'éviter la capture des petites crevettes ; l'adoption

(15) Lors de la réunion annuelle du Comité de Recherches Océanographiques et Côtières.

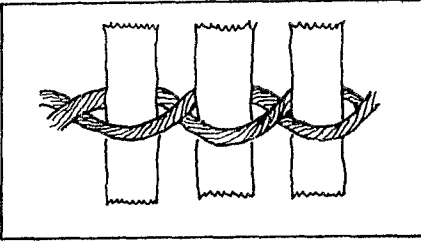


Fig. 59 - Méthode de fixation des baguettes dans les barrages côtiers.

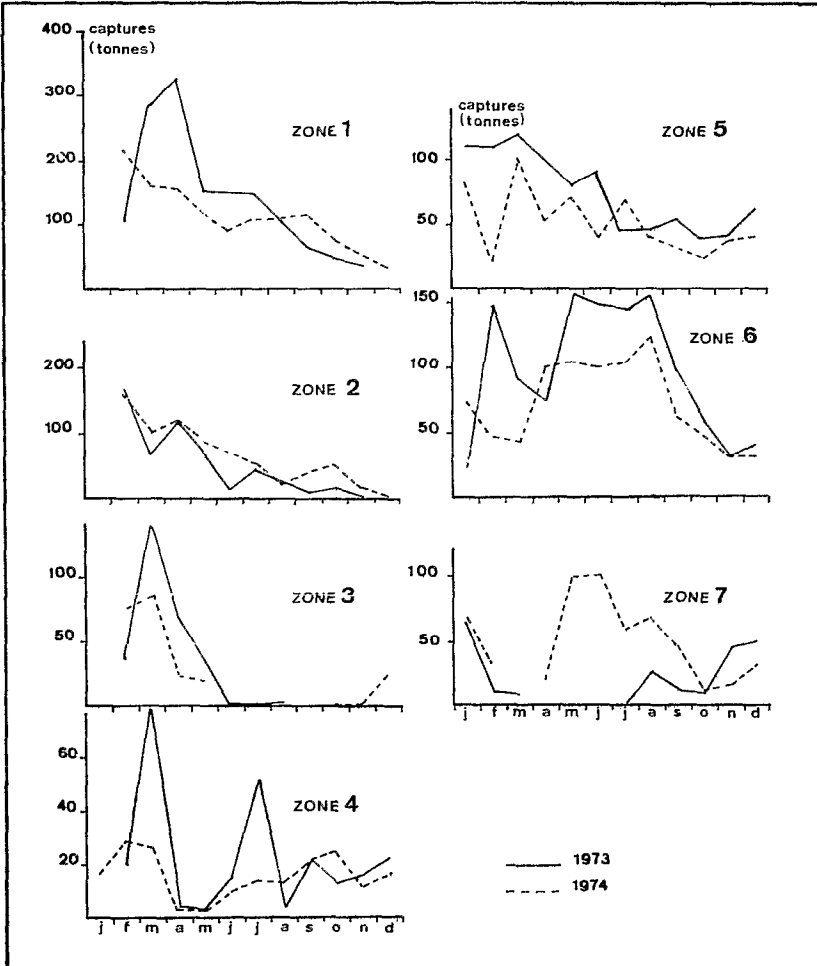


Fig. 60 - Captures mensuelles dans les différentes zones, en 1973 et 1974 (d'après MARCILLE, STEQUERT, LE RESTE, 1975).

de sennes de plage à maille suffisamment grande en remplacement des barrages ou l'écartement des baguettes dans ces derniers.

Les sennes de plage ont effectivement été utilisées, presque exclusivement dans la pêche artisanale qui s'est récemment développée dans la région de Port-Saint Louis. Cependant, aucune étude méthodologique n'a été faite concernant la taille des crevettes pêchées par les sennes ; une telle étude est indispensable pour fixer une grandeur de maille adéquate.

En ce qui concerne l'écartement des baguettes dans les barrages, nous avons proposé des solutions simples qui auraient modifié au minimum les habitudes des pêcheurs. Les baguettes sont maintenues les unes à côté des autres, comme le montre la fig. 59, p.222, à l'aide de deux ficelles torsadées; cette technique impose, étant donné le modèle standard de la ficelle utilisée, un écartement d'environ 7,5mm. Cet écartement devrait être porté à environ 11mm (une étude méthodologique permettrait de préciser cet écartement); cela pourrait être obtenu soit en imposant aux ficelles une torsion supplémentaire entre chaque baguette, soit en utilisant des ficelles plus grosses. Il y aurait là une petite méthodologie à mettre au point et à vulgariser dans les quelques villages côtiers pratiquant la pêche à l'aide de barrages, notamment Antsatrana et Ankazomborona. Nos suggestions concernant les barrages n'ont pas été prises en considération.

Soulignons qu'une réglementation de la pêche artisanale ne lèserait en rien les pêcheurs qui en vivent ; en 1974, la nouvelle pêche de Port-St Louis, qui utilise des sennes dont la maille varie entre 10 et 15mm, a capturé 124 tonnes de crevettes alors que celle d'Antsatrana, qui utilise les barrages, en a capturé 121 tonnes. La réglementation serait au contraire bénéfique à la fois pour la pêche artisanale

et pour la pêche industrielle.

Si la pêche artisanale est conduite d'une manière rationnelle, il serait indiqué qu'elle se généralise tout le long de la côte nord-ouest (sauf peut-être dans les zones 4 et 6 où le cycle biologique semble être différent, comme nous le verrons plus loin, de celui qui a été décrit dans la zone 1) ; cela permettrait probablement de pêcher plusieurs centaines de tonnes de crevettes demeurant dans la zone intertidale en saison fraîche et qui ne peuvent être capturées par les chalutiers.

. Pêche industrielle

La pêche industrielle est alimentée par la seule génération A dont les crevettes sont recrutées en janvier et février. C'est donc vers cette époque que les crevettes doivent éventuellement être protégées. Les Autorités malgaches ont décidé la fermeture de la pêche pendant une période de deux mois qui a été décalée d'une année à l'autre pendant trois ans depuis 1973 mais qui s'est située en moyenne entre le 15 décembre et le 15 Février. Le travail en cours de MARCILLE permettra de dire si cette mesure a été bénéfique et, éventuellement, comment elle pourrait être améliorée.

b) Préservation de la capacité de reproduction du stock

Pour que l'importance du stock ne diminue pas d'une année à l'autre, en dehors des variations aléatoires imputables à l'environnement naturel, il faut que le nombre des femelles ne descende pas au-dessous d'un certain niveau. Nous avons vu que le cycle biologique de P.indicus dépend de deux périodes de reproduction : l'une dont le maximum se situe en octobre-novembre, l'autre dont le maximum se situe en mars-avril.

Le sort de la première période de ponte qui, nous l'avons vu au début de ce chapitre, nous semble la plus fragile

en cas de surexploitation, se joue dans la pêche artisanale de juin à septembre et dans la pêche industrielle en octobre novembre. Celui de la deuxième période de ponte se joue dans la pêche artisanale de décembre à mars et dans la pêche industrielle de janvier à avril.

Bien que la taille à la première maturité se situe à 12,5cm, l'interdiction de capturer les crevettes mesurant moins de 10cm dans la pêche artisanale réduirait déjà considérablement les risques de surexploitation pour les deux générations.

Dans la pêche industrielle, les travaux de CHABANNE et PLANTE (1971), MARCILLE (1972), MARCILLE et VEILLON (1973), MARCILLE et STEQUERT (1974), MARCILLE et al (1975) ont conduit les Autorités malgaches à prendre deux mesures tendant à éviter la surexploitation :

- l'interdiction de la pêche entre le 15 décembre et le 15 février (en moyenne) signalée précédemment ;
- la limitation de l'effort de pêche.

Les travaux en cours de MARCILLE permettront sans doute d'améliorer encore la protection du stock.

En conclusion de ce paragraphe, étant donné les mesures déjà prises, celle qui nous paraît maintenant la plus urgente et qui serait de nature à augmenter le tonnage capturé tout en limitant les risques de surexploitation est l'interdiction de pêcher les crevettes mesurant moins de 10cm dans la pêche artisanale.

Si, dans l'avenir, après que cette dernière mesure ait été prise, la pérenité du stock se trouvait malgré tout menacée, il conviendrait de moduler les mesures de limitation de l'effort de pêche en fonction de la nature du déséquilibre

qui serait constaté. Quoiqu'il en soit, le renouvellement rapide des générations est un atout considérable pour la pêche-rie et limite beaucoup les risques de surexploitation du stock.

3.3. Perspectives offertes à des expériences d'élevage ou de grossissement

a) Perspectives d'élevage

L'élevage peut être complet ou partiel. Dans le premier cas tout le cycle est obtenu en milieu artificiel ; dans le second on se contente de produire des postlarves ou des juvéniles qu'on libère dans le milieu naturel. Le problème de tels élevages ne se pose pas actuellement à Madagascar. Cependant, si un jour un élevage partiel est envisagé, il conviendra de ne pas libérer les postlarves ou les juvéniles entre mai et septembre puisque nous avons vu qu'à cette époque ce ne sont pas les jeunes crevettes qui font défaut mais la nourriture qui est insuffisante ; un apport supplémentaire de jeunes ne servirait donc strictement à rien.

b) Perspectives de grossissement

Ces perspectives nous paraissent beaucoup plus sérieuses que celles d'élevage ; en effet, en mars-avril-mai une immense quantité de postlarves pénètrent dans les estuaires alors que la nourriture est limitée ; s'il doit y avoir intervention humaine, c'est donc sans aucun doute à ce niveau. Deux types d'actions peuvent être envisagées.

- Destruction des concurrents trophiques et des prédateurs dans le milieu naturel. Ce projet nous paraît difficile à mettre en oeuvre.

- Grossissement en bassin et en étang. Ce pro-

jet ne nous paraît pas du tout utopique. En avril-mai-juin les postlarves peuvent être capturées très facilement (nous en capturons fréquemment plus d'un millier en 30 secondes avec un "filet moustiquaire"). Les postlarves seraient initialement gardées en bassin et les juvéniles seraient élevés ensuite dans des étangs. Ces étangs pourraient être en l'occurrence des champs de riz si la culture du riz en eau saumâtre se développait ; le terrain serait consacré à la culture du riz jusqu'en avril-mai et à l'élevage jusqu'en octobre. Une telle association culture-élevage est couramment pratiquée en Inde. Dans de tels champs la production annuelle de crevettes atteint des rendements non négligeables : 1079kg/hectare d'après MENON (1954), 1184kg/ha d'après GOPINATH (1956), 574kg/ha d'après GEORGE et al (1968), 903kg/ha d'après GEORGE (1974). D'après ce dernier auteur la production annuelle dans les champs saisonniers (903kg/ha) est même supérieure à celle observée dans les étangs pérennes (839kg/ha) du fait que dans les premiers, les souches de riz permettent un accroissement de la matière organique.

4. VALIDITE SPATIO-TEMPORELLE DES RESULTATS OBTENUS DANS LA ZONE DE NOSY-BE

Les résultats obtenus dans la zone de Nosy-Bé ne sont-ils valables que pour cette zone ou peuvent-ils être étendus à une zone plus vaste, et laquelle ? D'autre part, ont-ils une portée générale dans le temps ?

4.1. Validité des résultats dans l'espace

Nous avons représenté dans la fig. 60, p.222 , les variations saisonnières des captures dans la pêcherie in-

dustrielle, en 1973 et 1974, dans les différentes zones (d'après MARCILLE et al, 1975). Des variations plus ou moins semblables à celles observées dans la zone 1 sont observées dans les zones 2,3 et 5. On est donc en droit de penser que les mécanismes décrits dans la zone 1 sont également valables dans ces zones, c'est-à-dire (peut-être zone 4 exceptée) jusqu'à la baie de Baly incluse.

Dans les zones 4 et 6 (nous laisserons de côté la zone 7 où les données manquent pour certains mois), où P. indicus est également l'espèce prépondérante (CHABANNE et PLANTE, 1972), les variations ne présentent pas la même allure que dans la zone 1.

Dans la zone 4 (région de Majunga) il y a une période d'abondance en février-mars et une autre qui s'est située en juillet en 1973 et en octobre en 1974. Le premier maximum pourrait correspondre à celui qui est observé dans la zone 1 mais alors la génération A serait exploitée beaucoup plus intensivement que dans la zone 1 puisqu'il n'y a pratiquement plus de crevettes dès mi-avril. Quant au deuxième maximum, il pourrait être dû au fait que les crevettes de la génération B quittent la zone intertidale relativement tôt ; cela serait assez logique puisque le débit de la Betsiboka, qui est le principal fleuve de la côte nord-ouest, reste peut-être assez important en saison sèche pour que la sursalure en mer à cette époque soit moindre que dans les autres zones.

Dans la zone 6, les plus fortes captures sont observées entre avril et août ; en 1973, elles avaient également été importantes en mars. Peut-être le cycle biologique est-il différent mais peut-être aussi le décalage de la saison de pêche est-il dû, au moins en partie, au fait que l'effort de pêche est décalé dans le temps ; cette zone étant marginale, les chalutiers ont en effet tendance à ne la visiter que lorsque les

rendements diminuent dans les zones situées plus au nord.

Quoiqu'il en soit, une étude devrait être envisagée dans les zones 4 et 6 pour préciser les raisons des différences notées. La zone 6 mériterait une attention particulière en raison des captures qui y sont réalisées.

4.2. Validité des résultats dans le temps

Dans l'estuaire de l'Ambazoana, nous disposons de données sur une période de 6 mois pour 3 années différentes. Dans la fig. 61, p.230 nous avons représenté les variations de la taille moyenne pendant les trois années. On constate une assez remarquable similitude dans l'allure des courbes, ce qui signifie que les recrutements des cohortes dans l'estuaire (et par conséquent les maxima de ponte) ont lieu à peu près aux mêmes dates d'une année sur l'autre.

Nous avons vu par ailleurs que les variations saisonnières des captures dans la pêche artisanale de 1970 à 1974 (fig. 48, p.158) et dans la pêche industrielle de 1971 à 1973 (fig. 49, p.158) se retrouvent d'une année à l'autre.

En conclusion, nous pensons que notre étude est statistiquement valable dans le temps ; dans l'espace, elle paraît être valable pour toute la côte nord-ouest de Madagascar quoiqu'un léger décalage dans le cycle semble exister dans la zone 4 et, peut-être, dans la zone 6.

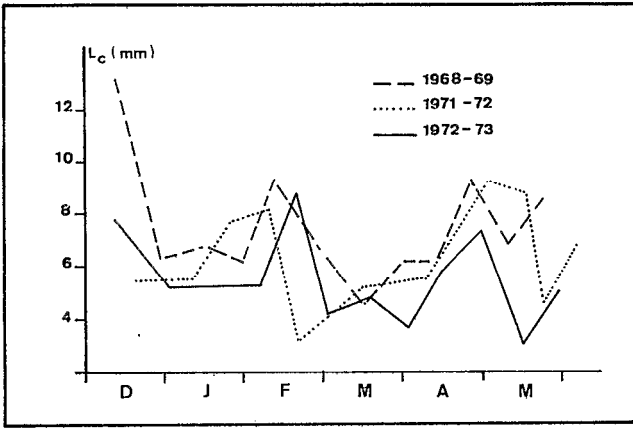


Fig. 61 - Variations saisonnières de la taille moyenne dans l'estuaire, entre décembre et mai, en 1968-69, 1971-72 et 1972-73.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au terme de ce travail il nous reste à faire le bilan succinct des résultats obtenus, à en apprécier la validité et à considérer les perspectives de recherche qu'ils ouvrent.

Le résultat principal de notre étude, et le seul auquel nous nous attacherons ici puisqu'il constitue la synthèse de tous les autres, est la mise en évidence d'un cycle annuel comportant une alternance de générations.

En octobre-novembre l'augmentation de la température, d'une façon probablement à la fois directe (en stimulant les processus physiologiques) et indirecte (en permettant l'enrichissement trophique du milieu), crée des conditions favorables à la maturation des gonades. Bien que le pourcentage de femelles mûres soit élevé, la population de femelles étant relativement peu importante, la ponte n'est pas très intense. Les crevettes de la génération née de cette période de ponte (génération A) rencontrent à tous les stades des conditions très favorables à leur survie (non dispersion des larves, nourriture abondante, facilité de migration d'un biotope à l'autre favorisant la colonisation d'un vaste territoire). Aussi, les crevet-

tes de la génération A sont-elles recrutées en très grande quantité, en valeur absolue et surtout en valeur relative eu égard à la modestie de la ponte, dans les pêcheries, permettant des captures très importantes entre mars et juin. Les conditions sont moyennement favorables à la maturation des gonades en mars-avril et franchement mauvaises (abaissement de la température, pauvreté trophique) en mai-juin. En mars-avril, la conjonction d'une grande quantité de femelles adultes et de conditions moyennement favorables à la maturation des gonades se concrétise par une deuxième période de ponte, plus importante que celle d'octobre-novembre. Les crevettes appartenant à la génération B issue de cette période de pontevont connaître tout au long de leur développement des conditions d'environnement défavorables (dispersion des larves, pauvreté trophique, difficultés de migration d'un biotope à l'autre) et la mortalité est élevée ; si bien qu'une quantité assez faible de crevettes, en valeur absolue et surtout en valeur relative eu égard à l'importance de la ponte, sont recrutées dans les pêcheries en saison sèche et début de saison humide. En octobre-novembre, bien que les femelles soient relativement peu nombreuses, l'apparition de conditions très favorables à la maturation des gonades se concrétise par la période de pontes d'où nous étions parti.

En d'autres termes, les faibles pontes d'octobre-novembre sont à l'origine de captures très importantes (dans la pêche artisanale localisée dans la zone intertidale et surtout dans la pêche industrielle sur les fonds 3-10m) de mars à juin et les pontes très importantes de mars-avril sont à l'origine de captures assez modestes (dans la pêche artisanale) en juillet-août.

Aux époques où les deux générations empiètent l'une

sur l'autre (vers janvier-février et juillet-août), il y a un accroissement du nombre de femelles (femelles âgées d'une population + femelles jeunes de la génération suivante) qui créent des conditions favorables à l'apparition de pontes secondaires pour peu que l'environnement permette la maturation des gonades ce qui semble être le cas en janvier-février (température élevée, pluies permettant l'enrichissement du milieu et favorisant la ponte) et en juillet-août (enrichissement du milieu consécutif à la mise en suspension des sels nutritifs emprisonnés dans le sédiment, au moment de l'homogénéisation de la couche d'eau).

Ce cycle, un peu schématisé, est naturellement sujet à quelques légères variations d'une année sur l'autre mais rend compte de la plupart des phénomènes observés.

Un tel cycle, qui n'a jamais été mis en évidence chez les Pénéides, est particulièrement bien adapté aux conditions environnantes. Dans les baies telles que la baie d'Ambaro, le milieu est riche en substances organiques en saison chaude et humide et pauvre en saison fraîche et sèche. L'espèce devait donc "trouver une solution" pour traverser la mauvaise saison. La "solution adoptée" par P. indicus lui permet de ne produire, toutes proportions gardées, qu'un petit nombre de larves pour affronter la bonne saison, et un grand nombre de larves pour affronter la mauvaise saison.

En permettant de moduler la production larvaire en fonction des facteurs écologiques, l'alternance de générations constitue une solution efficace et économique au problème posé.

Quelle confiance pouvons-nous accorder à ces résultats? L'appréciation de leur validité doit se faire à deux niveaux : à celui de l'analyse (tailles de migration, croissance, etc...) et à celui de la synthèse.

a) Au niveau de l'analyse

Nous avons eu l'occasion, dans les deuxième et troisième partie de ce travail, de discuter les méthodes utilisées pour l'obtention des données et il est apparu que les techniques utilisées, tant celles concernant l'échantillonnage que celles concernant le marquage, étaient valables. Quant aux résultats nous avons eu également l'occasion de les discuter et de les confronter avec ceux d'autres auteurs. Nous avons vu que, parmi les résultats les plus importants pour l'élaboration du cycle biologique, plusieurs ont pu être vérifiés par recoupement : en ce qui concerne les variations de la taille à la migration, d'un biotope à l'autre, les observations dans la zone intertidale correspondent à celles faites en mer ; les résultats concernant l'importance relative des pontes de février-mars et d'octobre-novembre ont été identiques, que l'on observe les variations d'abondance des larves ou celles des femelles mûres ; la courbe de croissance obtenue par la méthode des marquages rend bien compte de la progression modale des tailles en début d'année dans la pêcherie industrielle. Nous avons vu également que les résultats obtenus sont assez proches de ceux des auteurs qui se sont entourés du maximum de précautions pour étudier les mêmes phénomènes ; cela est vrai en particulier en ce qui concerne la croissance et les mortalités.

b) Au niveau de la synthèse

La concordance entre les phénomènes observés et les résultats calculés à l'aide du modèle, en même temps qu'elle offre un gage supplémentaire qu'aucune erreur importante ne semble avoir été commise au niveau de l'analyse, tend à montrer que les phénomènes biologiques à l'échelle de la population ont été correctement interprétés.

Quelles sont les perspectives de recherche ouvertes

par notre étude ?

Il y a tout d'abord la possibilité d'améliorer les résultats obtenus. L'idéal serait d'aboutir à un modèle permettant de rendre compte à la fois des phénomènes qualitatifs et quantitatifs. Il serait nécessaire pour cela de calculer les valeurs de la mortalité instantannée aux différents âges de la vie et aux différentes époques de l'année, de préciser la croissance en saison fraîche, de calculer la fécondité en fonction de la taille (des différences pouvant exister avec ce qui a été trouvé aux Indes), de préciser le pourcentage de femelles mûres en fonction de la taille en période défavorable à la maturation des gonades. Le calcul de tous ces paramètres, quoique représentant un travail important, pourrait cependant, étant donné les connaissances acquises, être réalisé par des opérations ponctuelles ne mettant pas en oeuvre de gros moyens.

D'autres perspectives découlent plus spécialement de la mise en évidence de la génération B. Cette génération, nous l'avons vu, n'est exploitable que dans la zone intertidale. Il conviendrait donc de mettre sur pied un programme de prospection dans la zone intertidale, en début de saison fraîche, tout le long de la côte nord-ouest, partout où il y a des pêcheries industrielles, à l'aide de sennes de plage.

Il serait également intéressant, toujours dans le cadre de l'exploitation de la génération B, de tenter de tirer parti de l'énorme quantité de postlarves qui est recrutée dans les estuaires en mars-avril-mai puisque ces postlarves vont être victimes d'une mortalité anormalement élevée dans le milieu naturel. Il serait intéressant de repérer un champ de riz en eau saumâtre susceptible d'abriter une expérience de grossissement en saison fraîche, après la moisson.

Enfin, il nous paraît extrêmement urgent de modifier l'écartement des baguettes dans les barrages côtiers, notamment

dans la partie étroite. Un barrage expérimental pourrait être construit. Il conviendrait également d'analyser les captures dans les sennes de manière à retenir la grandeur de maille la plus adéquate. Ce projet, très simple à mener à bien, serait d'une très grande utilité et, bien que cité en dernier, nous paraît prioritaire.

RÉSUMÉ

L'espèce Penaeus indicus est trouvée dans tout l'Océan Indien; c'est l'une des principales espèces pêchées et son importance économique est grande. A Madagascar, en 1974, elle représentait 67 % des captures, soit 3000 tonnes.

Le sujet de l'étude est le cycle biologique d'une population de P.indicus au Nord-Ouest de Madagascar.

Les caractéristiques du milieu où vit cette population sont tout d'abord précisées. Le climat est caractérisé par l'alternance d'une saison chaude et humide de novembre à fin avril et d'une saison fraîche et sèche de mai à octobre. Les saisons hydrologiques sont en relation avec les saisons climatiques et légèrement décalées par rapport à elles. L'hydrologie est caractérisée en outre par l'installation d'un système estuaire en saison humide : un courant superficiel d'eau dessalée s'écoule vers le large cependant qu'au fond, un contre-courant d'eau salée remonte vers la côte. En saison sèche, la stratification disparaît et la couche d'eau devient homogène sur toute son épaisseur.

Le milieu est plus ou moins riche en nourriture entre

la fin de la saison sèche et le début de la saison sèche suivante; les causes de l'enrichissement étant successivement le réchauffement des eaux (accélération des processus de dégradation des débris organiques), les apports terrigènes, l'homogénéisation de la couche d'eau (qui facilite la mise en suspension des sels nutritifs emprisonnés dans le sédiment). Le milieu est particulièrement appauvri pendant la deuxième moitié de la saison sèche, avant que ne se produise le réchauffement des eaux.

Les adultes de P. indicus sont inféodés aux fonds vaseux dont la profondeur n'excède pas 10m; probablement en partie parce que leur capacité d'enfouissement est faible et qu'elles trouvent là des eaux dont l'opacité leur permet de mieux échapper aux prédateurs; en partie également parce que les crevettes sont des détritivores et que les vases sont les sédiments les plus riches en débris organiques. Les eaux où on les trouve sont par ailleurs chaudes et, généralement, dessalées ; ces paramètres, entre les limites qui sont observées en mer sur la côte nord-ouest de Madagascar, ne semblent cependant jouer qu'un rôle secondaire dans la répartition des adultes. Les juvéniles vivent dans des eaux saumâtres, chaudes, riches en nourriture. Les exigences des adultes et des jeunes font que les populations de P. indicus sont trouvées la plupart du temps dans des baies peu profondes bordées de mangroves.

Les larves naissent en mer. Les postlarves pénètrent dans les estuaires au stade 3/0 ou 4/0, c'est-à-dire lorsqu'elles mesurent entre 6,7 et 7,8mm. Lorsqu'ils atteignent environ 4,5cm, les juvéniles commencent à quitter les estuaires pour vivre dans la zone intertidale. Lorsqu'ils atteignent environ 7,5cm les adultes tendent à s'éloigner de la côte. Les crevettes commencent à arriver dans la zone de chalutage (3-10m de fond) lorsqu'elles atteignent environ 9cm. Ces tailles sont des tailles

moyennes calculées sur une année ; mais il y a des variations saisonnières :

= les postlarves pénètrent un peu plus tardivement dans l'estuaire entre décembre et mars, alors que la rivière est en crue;

= les juvéniles quittent un peu plus tardivement l'estuaire en octobre-novembre, c'est-à-dire lorsque l'eau y est très peu dessalée;

= les subadultes quittent la zone intertidale plus tardivement entre juin et novembre, c'est-à-dire à une époque où l'eau de la zone intertidale est aussi sursalée que celle de la baie.

Les préférences des différents stades, en ce qui concerne la température et la salinité, semblent être les suivantes :

stade	zone où l'animal vit généralement	température °C	salinité ‰
larves et postlarves	mer	28-31	30,5-35,5
Postlarves et juvéniles	estuaire	29-33	10-30
subadultes	zone intertidale	27-33	30-34
adultes	mer	27-31	30,5-36

Pour ce qui est de la reproduction il faut distinguer la période où le milieu est le plus favorable à la maturation

des gonades de celle où le plus grand nombre d'oeufs sont émis. La première peut être caractérisée par un plus grand pourcentage de femelles mûres parmi celles qui sont en âge de se reproduire alors que pour définir la seconde il faut tenir compte également de la taille et de l'abondance des femelles dans la pêcherie. Nous avons pu constater que dans la littérature (et pas seulement celle consacrée à P. indicus) cette distinction n'était jamais faite, ce qui introduit un risque d'erreur important dans la compréhension du cycle biologique d'une espèce, à l'échelle de la population. Dans notre zone d'étude, les deux périodes sont très distinctes ; le maximum de ponte, à l'échelle de la population, a lieu en mars-avril alors que la période la plus favorable à la maturation des gonades se situe entre septembre et décembre.

La période la plus favorable à la maturation des gonades coïncide avec celle où la température augmente et où la biomasse zooplanctonique (peut-être en est-il de même de la microflore et de la microfaune benthique) augmente. Une période moyennement favorable coïncide avec celle où la température reste élevée mais où la biomasse zooplanctonique tend à diminuer. La période défavorable coïncide avec celle où la température décroît ou est minimale et où la biomasse zooplanctonique est minimale.

La période où la ponte est maximale à l'échelle de la population est observée en mars-avril : elle est due à la conjonction de conditions moyennement favorables à la maturation des gonades et d'une très importante population de femelles adultes. Une autre période de ponte, bien moins importante, se situe en octobre-novembre ; les femelles sont alors assez peu nombreuses mais les conditions du milieu sont extrêmement favorables à la maturation des gonades. Des pontes secondaires

sont par ailleurs notées en janvier-février et juillet-août.

Les variations saisonnières des stades successifs dans les différents biotopes ont été étudiées. En mer, les postlarves sont abondantes en mars-avril-mai, avec un maximum en mars ; il existe deux maxima secondaires en août et en octobre-novembre. Dans l'estuaire, des postlarves et des juvéniles sont capturés toute l'année, mais l'abondance maximale est notée en mai. Dans la zone intertidale, les captures, en poids, sont plus importantes entre mars et août et maximales entre avril et juin. En mer, la saison de pêche s'étend de février à juin. Le fait que la saison de pêche dans la zone intertidale soit en retard sur celle en mer, à priori paradoxal puisque les crevettes quittent la zone intertidale pour gagner la zone de chalutage, s'explique de la manière suivante. En début de saison de pêche, la forte dessalure provoque le départ précoce des crevettes vers la zone de chalutage et c'est dans cette zone qu'elles atteignent la taille commercialisable. En fin de saison, au contraire, les crevettes quittent la zone intertidale à un âge avancé ; elles sont alors activement pêchées dans cette zone et le recrutement dans la zone de chalutage ne donne lieu qu'à des captures insignifiantes.

La croissance a été étudiée par une méthode dérivée de celle de l'analyse des progressions modales chez les jeunes et au moyen de marquages avec les disques de Petersen chez les adultes. Le premier mois, les crevettes (mâles et femelles mélangés) grandissent à la vitesse d'environ 2,3cm par mois. Ensuite, entre les tailles de 2,3 et 11,8cm, elles grandissent à la vitesse d'environ 3,8cm par mois (nous avons supposé que pendant chacune de ces deux phases la croissance était constante). Au delà de 10cm, la vitesse de croissance décroît linéairement quand la taille augmente. La taille en fonction de

l'âge est alors trouvée au moyen de l'équation de von Bertalanffy dont les paramètres ont été calculés. Nous avons trouvé :

Mâles : $L_c = 29,9\text{mm}$; K (mois) = 0,373 ; $t_0 = 0,06$ mois

femelles : $L_c = 42,4\text{mm}$; K (mois) = 0,344 ; $t_0 = 1,15$ mois

L_c étant la longueur céphalothoracique. Ces paramètres ne sont valables que pour les crevettes âgées de 3 à 10 mois ; ils s'appliquent à la presque totalité des crevettes de la pêche industrielle.

L'étude des mortalités a été faite au moyen d'expériences de marquage, chez les subadultes et les adultes, pendant la saison de pêche. Les valeurs trouvées pour les différents coefficients de mortalité instantanée (rapportées à un mois) sont les suivantes ;

Z (mortalité totale) = 0,48

F (mortalité due à la pêche) = 0,27

X (mortalité due à des causes autres que la pêche) = 0,21

La valeur de F correspond à un effort de 596 heures de pêche par semaine, sur une aire de 215 km^2 , avec des chalutiers de 150 CV. La valeur trouvée pour X inclut une mortalité additionnelle due au marquage mais elle est probablement faible ; aussi la valeur de X doit-elle être proche de celle de M (mortalité naturelle).

Le cycle théorique de la reproduction à l'échelle de la population a été étudié, qualitativement, grâce à un modèle tenant compte de la croissance, de la mortalité, des conditions plus ou moins favorables à la maturation des gonades et de la fécondité (nombre d'oeufs mûrs) en fonction de la taille. On obtient un cycle très proche de celui réellement observé, avec un maximum de pontes en octobre-novembre et un autre en avril-mai. La génération née de chacune de ces périodes de ponte est responsable, lorsqu'elle arrive à l'âge adulte, de l'autre pé-

riode. On a donc un cycle annuel à deux générations. Les pontes secondaires de janvier-février et de juillet-août semblent dues au fait qu'à ces époques il y a chevauchement des deux générations principales d'où une augmentation de la fécondité à l'échelle de la population. Puisque le modèle prend en compte les femelles de toutes tailles trouvées en mer, il tient donc compte statistiquement de tous les phénomènes individuels tels que le fait qu'une femelle puisse pondre plusieurs fois.

Le devenir de chacune des deux générations principales a été étudié en calculant son importance relative au cours de son développement, dans les différents biotopes traversés. Il s'avère que l'importance relative de la génération issue des pontes d'octobre-novembre (génération A) ne cesse d'augmenter car les conditions rencontrées sont constamment favorables (non dispersion des larves, nourriture abondante, facilité de migration d'un biotope à l'autre favorisant la colonisation d'un vaste territoire) et la mortalité est donc faible ; si bien qu'un très grand nombre de crevettes arrivent à l'état adulte ; la conjonction de l'abondance des femelles avec des conditions du milieu moyennement favorables à la maturation des gonades (température élevée, richesse trophique tendant à diminuer) va permettre d'importantes pontes (les principales de l'année) en mars-avril. Ces pontes sont à l'origine de la génération B qui, contrairement à la précédente, va rencontrer des conditions du milieu constamment défavorables (dispersion des larves par les courants, pauvreté trophique, difficulté de migration d'un biotope à l'autre) qui entraînent une mortalité élevée ; de ce fait, l'importance relative de cette génération ne cesse de diminuer et seul un nombre restreint de crevettes arrivent à l'état adulte ; ces crevettes seront cependant responsables du petit maximum de pontes d'octobre-novembre grâce aux conditions favorables à la maturation (augmenta-

tion de la température et de la richesse trophique). Ces pontes sont à l'origine de la génération A.

Il y a donc un cycle annuel avec alternance de générations. Les faibles pontes d'octobre-novembre (conditions très favorables à la maturation des gonades mais petit nombre d'adultes) sont à l'origine de captures très importantes dans les pêcheries: de près de la moitié de celles de la pêche artisanale durant la saison de pêche et de la quasi totalité de celles de la pêche industrielle. Au contraire les pontes très importantes de mars-avril (conditions moyennement favorables à la maturation des gonades mais très grand nombre d'adultes) ne sont à l'origine que de faibles captures dans les pêcheries : la moitié environ de celles de la pêche artisanale pendant la saison de pêche et une part insignifiante de celles de la pêche industrielle.

Ce cycle biologique annuel avec alternance de générations est particulièrement bien adapté aux conditions du milieu puisqu'il permet à l'espèce de franchir la saison défavorable en produisant une grande quantité d'oeufs et de franchir la saison favorable en n'en produisant, toutes proportions gardées, qu'une faible quantité.

Les conséquences de notre étude en ce qui concerne l'exploitation rationnelle du stock sont tirées.

- Les deux générations A et B sont exploitées par la pêche artisanale localisée dans la zone intertidale, au moyen de sennes de plage et de barrages côtiers. La maille des sennes et l'écartement des baguettes dans les barrages devraient être étudiés pour que les crevettes mesurant moins de 10cm (taille minimale de commercialisation dans des conditions intéressantes) ne soient pas retenues. Cela permettrait une augmentation des captures à la fois dans la pêche artisanale et

dans la pêcherie industrielle (localisée dans la zone 3 à 10 m où pêchent les chalutiers) tout en limitant les risques de surexploitation. Des suggestions sont faites en ce qui concerne l'aménagement des barrages.

- La génération B n'est exploitable que dans la zone intertidale. Il conviendrait donc d'installer des pêcheries dans cette zone (à condition de respecter les mesures proposées ci-dessus) tout au long de la côte nord-ouest alors qu'il n'en existe actuellement qu'au Nord de Nosy-Bé. A titre d'exemple, une pêcherie artisanale utilisant des sennes de plage, récemment installée dans la région de Port-St Louis, pêche actuellement environ 120 tonnes par an.

- Seule la génération A est exploitable dans la pêcherie industrielle localisée en mer. Les crevettes de cette génération sont recrutées dans la pêcherie en janvier-février et c'est éventuellement à cette époque que les crevettes doivent être protégées contre une pêche trop intensive. Le risque de surexploitation de cette génération (au niveau de la pêcherie industrielle mais non à celui de la pêcherie artisanale) est actuellement improbable car :

a) la période de ponte a lieu en mars-avril, c'est-à-dire seulement trois mois après le recrutement ; si on s'en tient à la période janvier-juin (saison de pêche de P.indicus en mer) une part appréciable des captures (environ 40 %) est pêchée après la période de ponte ;

b) la pêcherie est maintenant fermée chaque année pendant deux mois, en général entre le 15 décembre et le 15 février au Nord de Majunga ;

c) Une réglementation, qui fait suite aux travaux des chercheurs de l'O.R.S.T.O.M., limite l'effort de pêche sur les différentes populations de la côte nord-ouest.

- Une énorme quantité de postlarves appartenant à la génération B est recrutée dans les estuaires en mars-avril-mai. Puisqu'elles vont être soumises à une mortalité anormalement élevée dans le milieu naturel, par suite de l'appauvrissement trophique qui apparaît à cette époque, il serait peut-être intéressant d'en tirer parti en tentant des expériences de grossissement.

Bien que notre étude ait été faite dans la région de Nosy-Bé, il semble que ses conclusions puissent être étendues à toute la côte nord-ouest de Madagascar, excepté peut être aux régions de Majunga et du cap St André où certaines différences concernant les variations saisonnières des captures dans la pêche industrielle ont été constatées.

BIBLIOGRAPHIE

- ADIYODI (K.G.), ADIYODI (R.G.), 1970. Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. Biol. Rev., 45 : 121-165
- ALDEGHERI (M.), 1967. Fleuves et rivières de Madagascar. Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive, multigr. 47 p.
- ALLEN (D.M.), COSTELLO, 1966. Releases and recoveries of marked pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad, in south Florida waters, 1958-1964. U.S. Fish Wildl. Serv., Data Rep., 11, ii+77p. on 2 microfiches.
- ANDERSON (W.W.), 1956. Observations upon the biology, ecology and life history on the common shrimp Penaeus setiferus (Linnaeus) along the South Atlantic and Gulf coasts of the United States. Proc. Indo-Pacif. Fish. Coun., 6 (3) : 399-403.
- ANDERSON (W.W.), 1970. Contributions to the life histories of several Penaeid shrimps (Penaeidae) along the south Atlantic coast of the United States. U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish., 605, 24 p.
- ANGOT (M.), 1965. Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. Cah. O.R.S.T.O.M.,

- sér. Océanogr., 3 (4) : 5-18.
- ANGOT (M.) 1968. Variations de la production primaire aux environs de Nosy-Bé (Madagascar) en 1965. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr. 6 (2) : 3 - 31.
- ANONYME, 1970. La pêche industrielle de la crevette à Madagascar Pêche maritime 1113 : 887-890.
- BADAWI (H.K.) 1975. On maturation and spawning in some penaeid prawns of the Arabian Gulf. Mar. Biol., 32 (1) : 1-6.
- BANERJI (S.K.), 1965. A note on the production trend of marine shrimps in India. Fish. Tech., 2 (1) : 43-47.
- BANERJI (S.K.), CHAKRABORTY (D.), 1970. A preliminary appraisal of the prawn fishery of Kerala. Indian J. Fish., 17 (1,2): 13-20.
- BARNARD (K.H.), 1950. Descriptive catalogue of South African decapod crustacea. Ann. S. Afr. Mus., 38 : 1-837.
- BAXTER (K.N.), 1962. Abundance of post-larval shrimp; one index of future shrimping success. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 15 : 79-87.
- BAXTER (K.N.), RENFRO (W.C.), 1966. Seasonal occurrence and size distribution of post-larval brown and white shrimp near Galveston, Texas, with notes on species identification. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 66 (1) : 149-158.
- BEARDEN (C.M.), Mc KENZIE (M.D.), 1972. Results of a pilot shrimp tagging project using internal anchor tag. Trans. Amer. Fish. Soc., 101 (2) : 358-362.
- BEARDSLEY (G.L.), 1970. Distribution of migrating juvenile pink shrimp, Penaeus duorarum duorarum Burkenroad, in Buttonwood canal, Everglades National Park, Florida. Trans. Amer. Fish. Soc., 99 (2) : 401-408.
- BENTON (R.C.), LIGHTNER (D.), 1972. Spray-marking juvenile shrimp with granular fluorescent pigment. Contr. mar. Sci., 16 : 65-69.

- BERRY (R.J.), 1967. Dynamics of the Tortugas (Florida) pink shrimp population. (Ph. D. dissertation) University Microfilms, Ann Arbor, Michigan, 177 p.
- BERRY (R.J.), 1970. Shrimp mortality rates derived from fishery statistics. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 22 : 66-78.
- BERRY (R.J.), BAXTER (K.N.), 1969. Predicting brown shrimp abundance in the northwestern Gulf of Mexico, FAO Fish. Rep. 57 (3) : 775-798.
- BERTALANFFY (L. von), 1938. A quantitative theory of organic growth. Human biology, 10 (2): 181-213.
- BEVERTON (R.J.H.), HOLT (S.J.), 1956. A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 140: 67-83.
- BEVERTON (R.J.H.), HOLT (S.J.), 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Min. Agri. Fish. Food. Fish. Invest. Ser. II, vol. XIX, 533p.
- BEYER (F.), 1958. A new bottom-living Trachymedusa from the Oslo fjord. Nytt. Mag. Zool., 6:121-143.
- BHIMACHAR (B.S.), 1963. Information on prawns from Indian waters. Synopsis of biological data. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 9 (2) : 124-133.
- BHIMACHAR (B.S.), 1965. Life history and behaviour of Indian prawns. Fish. Tech., 2 (1) : 1-11.
- BINET (D.), DESSIER (A.), 1968. Zooplankton de la région de Nosy-Bé. III) Premières données sur les Copépodes. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr. 6 (3-4): 3-26.
- BOEREMA (L.K.), 1969. The shrimps resources in the Gulf between Iran and the Arabian Peninsula. FAO Fish. Circular, 310, 29p.

- BOSCHI (E.E.), 1969. Crecimiento, migracion y ecologia del camaron comercial Artemia longinaria Bate. FAO Fish. Rep., 57 (3): 833-846.
- BOUR (W.), FRONTIER (S.), 1974. Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IX) Répartition spatio-temporelle des chaetognathes dans la province néritique. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr., 12 (4): 207-219.
- BOWDEN (K.H.) 1967. Circulation and diffusion. In Estuaries, G.H. LAUFF ed., Am. Assoc. Adv. Sci., 83 : 15-36.
- BRUSHER (H.A.), RENFRO (W.C.), NEAL (R.A.), 1972. Notes on distribution, size and ovarian development of some penaeid shrimps in the northwestern Gulf of Mexico, 1961-62. Contr. mar. Sci., 16 : 75-87.
- BURKENROAD (M.D.), 1939. Further observations on Penaeidae of the northern Gulf of Mexico. Bull. Bingham oceanogr. Colln., 6 (6) : 1-62.
- CAILLOUET (C.W.) Jr, DUGAS (R.J.), FONTENOT (B.J.), Jr, 1968. Effects of radius and direction of semicircular tow near the shoreline on catch of postlarval shrimp (Penaeus spp) with the Renfro beam trawl. Trans. Amer. Fish. Soc., 97 : 127-130.
- CAILLOUET (W.) Jr, FONTENOT (B.J.) Jr, DUGAS (R.J.), 1968. Diel fluctuations in catch of postlarval white shrimp Penaeus setiferus (Linnaeus), with the Renfro beam trawl. Bull. mar. Sci., 18 (4): 829-835.
- CAILLOUET (C.W.) Jr, PERRET (W.S.), DUGAS (R.J.), 1970. Diel fluctuations in catch of postlarval brown shrimp, Penaeus aztecus Ives, with the Renfro beam trawl. Bull. mar. Sci., 20 (3) : 724-730.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), LABOUTE (P.), 1968. Résultats des chalutages (crevettes et poissons) en baie d'Ambaro (côte N.W.). Mars 1965-Février 1967. Doc. sci. Centre ORSTOM.

- Nosy-Bé, 2 : 57p., 2 fig. ht., multigr.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1969. Les populations benthiques (endofaune, crevettes penaeides, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar: écologie, biologie et pêche. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 7 (1): 41-72.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1970. La pêche au chalut des crevettes Penaeidae sur la côte nord-ouest de Madagascar. Méthodes utilisées dans l'étude de la pêcherie. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 14, 15p., annexes 10p. multigr.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1971a. Etude des rendements de la pêche au chalut des crevettes Penaeidae sur la côte N.W. de Madagascar de 1966 à 1970. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 23, 19p, 10 fig. ht., 4 annexes ht., 6 tabl. ht.,
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1971b. Analyse des échantillons des pêches industrielles de crevettes de la côte nord-ouest de Madagascar. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 9 (3): 363-373.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1972. Quelques données biologiques sur les Pénéides de la côte nord-ouest de Madagascar à partir des échantillons des prises commerciales. Archives Centre ORSTOM Nosy-Bé, 3, 33p.
- CHAVEZ (E.A.), DE LA CRUZ (R.), 1971. Estudio sobre el crecimiento del camarón café (Penaeus californiensis Holmes) del Golfo de California. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 32 : 111-127.
- CHAVEZ (E.A.), 1973. A study on the growth rate of brown shrimp Penaeus aztecus Ives 1891 from the coasts of Veracruz and Tamaulipas, Mexico. Gulf Res. Rep. 4 (2) : 278-299.
- CHEUNG (T.S.), 1960. A key to the identification of Hong Kong penaeid prawns with comments on points of systematic interest. Hong Kong Univ. Fish. J., 3 : 61-69
- CHRISTMAS (J.Y.), GUNTER (G.), MUSGRAVE (P.), 1966. Studies of Annual abundance of postlarval penaeid shrimp in the es-

- tuarine waters of Mississippi, as related to subsequent commercial catches. Gulf Res. Rep., 2 (2): 177-212.
- CLARK (S.H.), CAILLOUET (C.W.), 1975. Diel fluctuations in catches of juveniles brown and white shrimp in a Texas estuarine canal. Contr. mar. Sci., 19: 119-124.
- COOK (H.L.), 1966. A generic key to the protozoan, mysis, and postlarval stages of the littoral penaeidae of the northwestern Gulf of Mexico. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 65 (2): 437-447.
- COOK (H.L.) LINDNER (M.J.), 1970. Synopsis of biological data on the brown shrimp Penaeus aztecus Ives, 1891. FAO Fish. Rep., 57 (4): 1471-1497.
- COOK (H.L.), MURPHY (A.), 1971. Early developmental stages of the brown shrimp Penaeus aztecus Ives, reared in the laboratory. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 69 (1): 223-239.
- COPELAND (B.J.), 1966. Effects of decreased river flow on estuarine ecology. J. Wat. Pollut. Control Fed., 38: 1831-1839.
- COPELAND (B.J.), TRUITT (M.V.), 1966. Fauna of the Aransas Pass Inlet, Texas. II. Penaeid postlarvae. Texas Jour. Sci., 18 (1): 65-74.
- COSTELLO (T.J.), 1959. Marking shrimp with biological stains. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst. : 11: 1-6.
- COSTELLO (T.J.), ALLEN (D.M.), 1960. Migration and growth of Pink shrimp. U.S. Fish Wildl. Serv., circ., 62 : 13-18.
- COSTELLO (T.J.), ALLEN (D.M.), 1962. Survival of stained, tagged and unmarked shrimp in the presence of predators. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 14 : 16-19.
- COSTELLO (T.J.), 1964. Field techniques for staining-recapture experiments with commercial shrimp. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. sci. Rep. Fish., 484, 13p.

- COSTELLO (T.J.), ALLEN (D.M.), 1966. Migrations and geographic distribution of pink shrimp, Penaeus duorarum, of the Tortugas and Sanibel grounds, Florida. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 65 (2): 449-459.
- COSTELLO (T.J.), ALLEN (D.M.), 1968. Mortality rates in population of pink shrimp, Penaeus duorarum, on the Sanibel and Tortugas grounds, Florida. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 66 (3): 491-502.
- COSTELLO (T.J.), ALLEN (D.M.), 1970. Synopsis of biological data on the pink shrimp Penaeus duorarum duorarum Burkenroad 1939. FAO Fish. Rep. 57 (4): 1499-1537.
- COURTIES (C.), 1976. Description des premiers stades larvaires de trois crevettes Pénéides pêchées à Madagascar: Penaeus indicus H. Milne Edwards, Penaeus semisulcatus de Haan, Metapenaeus monoceros (Fabricius). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 14 (1): 49-70.
- CROSNIER (A.), CHARBONNIER (D.), LAGOIN (Y.), 1958. Recherche de la crevette sur la côte nord-ouest de Madagascar. Bull. Madagascar, 144 : 422-427.
- CROSNIER (A.), CHARBONNIER (D.), 1960. Quelques données sur la pêche des crevettes à Madagascar. Pêche maritime, 990: 538-542.
- CROSNIER (A.), CHARBONNIER (D.), LAGOIN (Y.), 1960. Recherche de la crevette sur la côte ouest de Madagascar. Bull. Madagascar, 164: 28-40.
- CROSNIER (A.), 1965. Les crevettes Penaeidae du plateau continental malgache. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 3 (suppl.), 158p.
- CROSNIER (A.), 1967. Quelques données sur la biologie de la crevette penaeide Parapenaeopsis atlantica Balss dans la région de Pointe-Noire. Doc. ronéo n°376 S.R. Centre ORSTOM Pointe Noire, 30p, 7 pl. h.t.

- CROSNIER (A.), JOUANNIC (C.), 1973. Note d'information sur les prospections de la pente continentale malgache effectuées par le N.O. VAUBAN ; bathymétrie, sédimentologie, pêche au chalut. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 42, 18p., 1 fig., 2 tabl., 13 pl. h.t., multigr.
- CUMMINGS (W.C.), 1961. Maturation and spawning of the pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad. Trans. Amer. Fish. Soc., 90 (4): 462-468.
- DALL (W.), 1958. Observations on the biology of the greentail prawn Metapenaeus mastersii (Haswell) (Crustacea Decapoda: Penaeidae). Aust. J. mar. Freshwat. Res., 9: 111-134.
- DALL (W.), 1967. Hypo-osmoregulation in Crustacea. Comp. Biochem. physiol., 21: 653-678.
- DALL (W.), 1968. Food and feeding of some australian penaeid shrimp. FAO Fish. Rep., 57 (2) : 251-258.
- DANIEL (J.), 1972. Etude bathymétrique et sédimentologique d'une baie tropicale : la baie d'Ambaro. Thèse 3° cycle, Univ. Paris, multigr. 76p.
- DANIEL (J.), DUPONT (J.), JOUANNIC (C.), 1973. Bathymétrie et sédimentologie de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., 4 (1) : 3-23.
- DAWSON (C.E.), 1957. Studies on the marking of commercial shrimp with biological stains. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. sci. Rep. Fish., 231, 24p.
- DE BRUIN (G.H.P.), 1965. Penaeid prawns of Ceylon (Crustacea Decapoda, Penaeidae). Zoöl. Meded., Leiden, 41 (4): 73-104.
- DE BRUIN (G.H.P.), 1971. Fluctuations in species composition of Penaeid prawns in estuaries. Bull. Fish. Res. Stn. Ceylon, 22 (1, 2): 47-51.
- DE FREITAS (A.J.), 1966. An analysis of the shrimp catch on the intertidal mudflats of Lingamo (Matola. Moçambique). Mems Inst. Invest. cient. Moçamb., série A, 8 : 3-12.

- DE MAN (J.G.), 1892. Decapoden des Indischen Archipels. In Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ostindien, by Max WEBER, Leyden, Netherlands, vol. 2: 265-527.
- DE ZYLVA (E.R.A.), 1955. The prawn fisheries of Ceylan. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 6 (2-3) : 324-327.
- DINIS (M.T.), 1972. Experiencias laboratoriais de marcaço em Metapenaeus monoceros (Fabricius), Penaeidae. Biomar, 2: 7-14.
- DJAJADIREDA (R.R.), SACHLAN (M.), 1956. Shrimp and prawn fisheries in Indonesia with special reference to those in Kroya District. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 6 (2-3): 366-377.
- DOBKIN (S.), 1961. Early developmental stages of pink shrimp Penaeus duorarum, from Florida waters. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 61 (190): 321-349.
- DOMANTAY (J.S.), 1956. Prawn fisheries of the Philippines. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 6 (2-3): 359-366.
- DRACH (P.), 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. Ann. Inst. océanogr., Paris, 19: 103-391, 6 pls.
- EGUSA (S.), YAMAMOTO (T.), 1961. Studies on the respiration of the "Kuruma" prawn, Penaeus japonicus Bate. I. Burrowing behaviour, with special reference to its relation to environmental oxygen concentration. Bull. Jap. Soc. scient. Fish., 27: 22-27.
- EGUSA (S.), 1961. Studies on the respiration of the "Kuruma" prawn, Penaeus japonicus Bate. II. Preliminary experiments on its oxygen consumption. Bull. Jap. Soc. scient. Fish., 27 : 650-659.
- ELDRIDGE (B.), INGLE (M.), WOODBURN (K.), HUTTON (R.), JONES (H.) 1961. Biological observations on the commercial shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad, in Florida waters. Fla. St.

- Bd. Conserv. Prof. Ser., 3, 139p.
- EWALD (J.J.), 1965. The laboratory rearing of pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad. Bull. mar. Sci., 15 (2): 436-449.
- FABENS (A.J.), 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. Growth, 29: 265-289.
- FIELDER (D.R.), GREENWOOD (J.G.), RYALL (J.C.), 1975. Larval development of the tiger prawn, Penaeus esculentus Haswell 1879 (Decapoda, Penaeidae), reared in the laboratory. Aust. J. mar. Freshwat. Res., 26 (2): 155-175.
- FONTAINE (C.T.), LIGHTNER (D.V.), 1973. Observations on the Process of wound repair in Penaeid shrimp. J. Invertebr. Pathol.; 22 (1) : 23-33.
- FONTAINE (C.T.), DYJAK (R.C.), 1973. The development of scar tissue in the brown shrimp Penaeus aztecus, after wounding with the Petersen disk tag. J. Invertebr. Pathol., 22 (3): 476-477.
- FORD (T.B.), ST AMANT (L.S.), 1971. Management guidelines for predicting brown shrimp, Penaeus aztecus, production in Louisiana. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 23: 149-161.
- FOURMANOIR (P.), 1952. Les crevettes d'intérêt économique à Madagascar. Naturaliste malgache, 4 (2): 163-168.
- FRONTIER (S.), 1970. Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV. Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 8 (2): 3-17.
- FRONTIER (S.), 1971a. Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar).
- 1) Indications préliminaires. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé 24: 17p, 3 pl., multigr.
- FRONTIER (S.), 1971b. Présentation de l'étude d'une baie eutrophique tropicale: la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 9 (2): 147-148.

- FRONTIER (S.), 1971c. Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 5) Etude statistique de la dispersion du plancton. Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé, 24: 55-95, 12 pl., multigr.
- FRONTIER (S.), BOUR (W.), PETIT (D.), 1971. Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 3) Situation écologique de la baie: étude d'une radiale côte-océan.. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 24: 25-38, 37 pl. multigr.
- FRONTIER (S.), 1972. Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 6) Répartition spatiale et annuelle de quelques taxons. Première partie : Cladocères, Euphausiacés, Mollusque. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 28, 12p., 51pl., multigr.
- FRONTIER (S.), 1973a. Evaluation de la quantité totale d'une catégorie d'organismes planctoniques dans un secteur néritique. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12: 299-304.
- FRONTIER (S.), 1973b. Zooplancton de la région de Nosy-Bé. V) Cladocères. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr., 11 (3): 259-272.
- FRONTIER (S.), 1973c. Zooplancton de la région de Nosy-Bé. VI) Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie: espèces holonéritiques et néritiques-internes. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 11 (3): 273-289.
- FRONTIER (S.), 1975. Peuplement zooplanctonique de la région de Nosy-Bé. Etude descriptive et statistique. O.R.S.T.O.M. Paris, 268p.
- FUSS (C.M.) 1964. Observations on burrowing behavior of the pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad, Bull. mar. Sci., 14 (1): 62-73.

- FUSS (C.M.), OGREN (1966). Factors affecting activity and burrowing of the pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad. Biol. Bull., 130 (2): 170-191.
- GALOIS (R.), 1974. Biologie de la phase lagunaire de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire. Biométrie et croissance. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 5 (1,2): 53-71.
- GALOIS (R.), 1975. Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 120p.
- GANABATI (P.N.), SUBRAHMANYAM (M.), 1964. The prawn fishery in Godavari estuary. J. zool. Soc. India, 16 (1, 2): 11-20.
- GARCIA (S.), PETIT (P.), TROADEC (J.P.), 1970. Biologie de Penaeus duorarum (Burkenroad) en Côte d'Ivoire: croissance. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 1 (2): 17-48.
- GARCIA (S.), 1972. Biologie de Penaeus duorarum (Burkenroad) en Côte d'Ivoire. II) Ponte et migration. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 3: 19-45.
- GARCIA (S.), FONTENEAU (A.), PETIT (P.), 1973. Biologie de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire. III) Etude des variations quotidiennes des rendements et leur relation avec l'hydroclimat. Essai de généralisation au Golfe de Guinée. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 4 (2): 71-104.
- GARCIA (S.), 1973. Marquages de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire. Résultats préliminaires : taux de recapture, migration et croissance. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 4 (3): 29-48.
- GARCIA (S.), 1974. Biologie de Penaeus duorarum notialis en Côte d'Ivoire. IV) Relation entre la répartition et les conditions du milieu. Etude des variations du sex-ratio. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 5 (3, 4): 1-39.

- GARCIA (S.), 1975a. Biologie de Penaeus duorarum notialis en Côte d'Ivoire. V) Nouvelle étude de la croissance. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 6 (1): 1-19.
- GARCIA (S.), 1975b. Marquage de Penaeus duorarum en Côte d'Ivoire. II) Migrations et mortalités. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 6 (1): 21-44.
- GARCIA (S.), 1975c. Marquages de Penaeus duorarum notialis en Côte d'Ivoire. III) Croissance. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 6 (1): 45-66.
- GARCIA (S.), 1976. Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (Penaeus duorarum notialis Perez-Parfante, 1967) en Côte d'Ivoire. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Aix-Marseille II, 237p.
- GEORGE (M.J.), 1961. Studies on the prawn fishery of Cochin and Allepey coast. Indian J. Fish., 8 (1): 75-95.
- GEORGE (M.J.), 1962a. On the breeding of penaeids and the recruitment of their post-larvae into the backwaters of Cochin. Indian J. Fish., 9 (1): 110-116.
- GEORGE (M.J.), 1962b. Observations on the size groups of Penaeus in the commercial catches of different nets from the backwaters of Cochin. Indian J. Fish., 9 (2): 468-475.
- GEORGE (M.J.), 1963. Postlarval abundance as a possible index of fishing success in the prawn Metapenaeus dobsoni (Miers) Indian J. Fish., 10 (1): 135-139.
- GEORGE (M.J.), KARTHA (K.N.K.), 1963. Surface salinity of Cochin backwater with reference to tide. J. Mar. biol. Ass. India, 5 (2): 178-184.
- GEORGE (M.J.), RAO (V.P.), 1967. Distribution of sex-ratios of penaeid prawn in the trawl fishery of Cochin. Symp. Ser. mar. biol. Ass. India, 2 (2): 698-700.
- GEORGE (M.J.), MOHAMED (K.H.), 1966. An assessment of marine prawn

- fishery resources of Kanyakumari District, south-west of India. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 12 (2): 210-219.
- GEORGE (M.J.), BANERJI (S.K.), MOHAMED (K.H.), 1968. Size distribution and movement of the commercial prawns of the southwest coast of India. FAO Fish. Rep. 57 (2): 265-284.
- GEORGE (M.J.), MOHAMED (K.H.), PILLAI (N.M.), 1968. Observations on the paddy field prawn filtration of kerala, India. FAO Fish. Rep., 57 (2): 427-442.
- GEORGE (M.J.), RAMAN (K.), NAIR (K.P.), 1968. Observation on the offshore prawn fishery of Cochin. Indian J. Fish., 10 (2): 460-499.
- GEORGE (M.J.), RAO (P.V.), 1968. Observations on the development of the external genitalia in some Indian penaeid prawns. J. mar. biol. Ass. India, 10 (1): 54-70.
- GEORGE (M.J.), 1969a. Prawn fisheries of India. II) Systematic Taxonomic considerations and general distribution. Bull. cent. mar. Fish. Res. Inst., 14: 5-48.
- GEORGE (M.J.), 1969b. Prawn fisheries of India. IV) Genus Metapenaeus Wood-Mason and Alcock 1891. Bull. cent. mar. Fish. Res. Inst., 14: 77-126.
- GEORGE (M.J.), 1969c. A synopsis of biological data on Penaeid prawn Metapenaeus dobsoni (Miers) 1878. FAO Fish. Rep., 57 (4): 1335-1357.
- GEORGE (M.J.), 1969d. A synopsis of biological data on penaeid prawn Metapenaeus affinis (H. Milne Edwards, 1837). FAO Fish. Rep., 57 (4): 1359-1375.
- GEORGE (M.J.), 1969e. A synopsis of biological data on penaeid prawn Metapenaeus monoceros (Fabricius, 1798). FAO Fish. Rep., 57 (4): 1541-1557.
- GEORGE (M.J.), 1969f. A synopsis of biological data on penaeid prawn Metapenaeus brevicornis (H. Milne Edwards, 1837). FAO Fish. Rep., 57 (4): 1561-1573.

- GEORGE (P.C.), GEORGE(M.J.), 1964. On the location of a possible spawning area for the prawn Metapenaeus monoceros (Fabricius) off Cochin. Curr. Sci., 33 (8): 251-252.
- GILES (J.H.), ZAMORA (G.), 1973. Cover as factor in habitat selection by juvenile brown (Penaeus aztecus) and white (Penaeus setiferus) shrimp. Trans. Amer. Fish. Soc., 102 (1): 144-145.
- GOPALAKRISHNAN (V.), 1952. Food and feeding habits of Penaeus indicus. J. Madras Univ., B, 22 (1): 69-75.
- GOPALAKRISHNAN (V.), 1953. Seasonal fluctuations in the fat content of the prawn Penaeus indicus M. Edw. J. Madras Univ., B, 23: 193-202.
- GOPINATH (K.), 1956. Prawn culture in the rice fields of Travancore, Cochin, India. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 6 (3): 419-425.
- GRADY (J.R.), 1970. The distribution of sediment properties and shrimp catch on two shrimping grounds on the continental shelf of the Gulf of Mexico. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 23: 139-148.
- GULLAND (J.A.), HOLT (S.J.), 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 25 : 47-49.
- GULLAND (J.A), 1969. Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : Analyse des populations. Manuel FAO de Science halieutique, 4. FRS/M4, 160p.
- GUNTER (G.), HILDEBRAND (H.H.), 1954. The relation of total rainfall of the State and catch of the marine shrimp (Penaeus setiferus) in Texas waters. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 4 (4): 95-103.
- GUNTER (G.), 1961. Habitat of juvenile shrimp (Family Penaeidae). Ecology, 42: 598-600.
- GUNTER (G.), 1962. Shrimp landings and production of the state

- of Texas for the period 1956-1959, with a comparison with other Gulf States. Publs Inst. mar. Sci. Univ. Tex., 8: 216-226.
- GUNTER (G.), CHRISTMAS (J.Y.), KILLEBREW (R.), 1964. Some relations of salinity to population distributions of motile estuarine organisms, with special reference to penaeid shrimp. Ecology, 45 (1): 181-185.
- GUNTER (G.), EDWARDS (J.C), 1969. The relation of rainfall and fresh-water drainage to the production of the penaeid shrimps (Penaeus fluviatilis Say and Penaeus aztecus Ives) in Texas and Louisiana waters. FAO Fish. Rep., 57 (3): 875-892.
- HALL (D.N.F.), 1956. The Malayan Penaeidae (Crustacea Decapoda). Part. I. Introductory notes on the species of the genera Solenocera, Penaeus and Metapenaeus. Bull. Raffles Mus., 27: 68-90.
- HALL (D.N.F.), 1962. Observations on the taxonomy and biology of some Indo-west Pacific Penaeidae (Crustacea, Decapoda). Fish. Publs colon. off., 17, 229p.
- HALL (D.N.F.), 1967. Penaeidae of the east of Africa. Publs scient tech. res. Comm. Orgn. Afr. Unity, 96: 89-101.
- HEEGAARD (P.E.), 1953. Observations on spawning and larval history of the shrimp, Penaeus setiferus (L.). Publs Inst. mar. Sci. Univ. Tex., 3 (1): 73-105.
- HELDT (J.H), 1938. La reproduction chez les crustacés décapodes de la famille des Pénéides. Ann. Inst. océan. Monaco, 18 (2) 31-206.
- HILDEBRAND (H.H.), GUNTER (G.), 1953. Correlation of rainfall with the Texas catch of white shrimp, Penaeus setiferus (Linnaeus). Trans. Amer Fish. Soc., 82: 151-155.
- HINDLEY (J.P.R.), 1975. Effects of endogenous and some exogenous factors on the activity of the juvenile banana prawn Penaeus merguensis. Mar. Biol., 29 (1): 1-8.

- HOESE (H.D.), 1960. Juvenile penaeid shrimp in the shallow Gulf of Mexico. Ecology, 41 : 592-593.
- HOESTLANDT (H.), 1969. Recherches sur le cycle biologique de la crevette Penaeus duorarum Burkenroad 1939 au Dahomey. FAO Fish. Rep., 57 (3): 687-708.
- HOLME (N.A.), 1964. Methods for sampling the benthos. Adv. mar. Biol., ann. Rev., 2 : 171-260.
- HOLTHUIS (L.B.), ROSA (H.), 1965. List of species of shrimps and prawns of economic value. FAO Fish. tech. Pap., 52, 21 p.
- HUDINAGA (M.), 1942. Reproduction, development and rearing of Penaeus japonicus Bate. Japan. J. Zool., 10 (2): 305-393, 46 pl.
- HUGUES (D.A.), 1966. Investigations of nursery areas and habitat preference of juvenile penaeid prawns in Mozambique. J. appl. Ecol., 3: 349-354.
- HUGUES (D.A.), 1968. Factors controlling emergence of pink shrimp (Penaeus duorarum) from the substrate. Biol. Bull., 134 (1): 48-59.
- HUGUES (D.A.), 1969a. Responses to salinity change as a tidal transport mechanism of pink shrimp, Penaeus duorarum. Biol. Bull., 136 (1): 43-53.
- HUGUES (D.A.), 1969b. Evidence for the endogenous control of swimming in pink shrimp, Penaeus duorarum. Biol. Bull., 136 (3): 398-404.
- HUGUES (D.A.), 1972. On the endogenous control of tide-associated displacements of pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad. Biol. Bull., 142 (2): 271-280.
- IDYLL (C.P.), IVERSEN (E.S.), YOKEL (B.), 1969. Shrimp dynamic program. Variations in abundance of juvenile pink shrimp emigrating from the Everglades National Park estuary, in relation to the commercial catch. U.S. Fish Wildl. Serv.

- Circ., 325, 14p.
- INGLE (R.M.), ELDRED (B.), JONES (H.), HUTTON (R.F.), 1959. Preliminary analysis of Tortugas shrimp sampling data 1957-1958. Fla State Bd. Conserv., Tech. Ser., 32, 45p.
- IVERSEN (E.S.), IDYLL (C.P.), 1960. Aspects of the biology of the Tortugas pink shrimp, Penaeus duorarum. Trans. Amer. Fish. Soc., 89 (1) : 1-8.
- IVERSEN (E.S.), JONES (A.C.), 1961. Growth and migration of the Tortugas pink shrimp, Penaeus duorarum, and changes in the catch per unit of effort of the fishery. Fla. State Bd. Conserv., Tech. Ser., 34, 28p.
- IVERSEN (E.S.), 1962. Estimating a population of shrimp by the use of catch per effort and tagging data. Bull. mar. Sci. Gulf Caribb., 12: 350-398.
- JACHOWSKI (R.L.), MYRBERG, Jr (A.A.), 1968. Photo-orientation of the pink shrimp Penaeus duorarum. Bull. mar. Sci., 18 (1), 191-202.
- JAYARAMAN (R.), SESHAPPA (G.), MOHAMED (K.H.), BAPAT (S.V.), 1959. Observations on the trawl fisheries of the Bombay and Saurashtra waters, 1949-50 to 1954-56. Indian J. Fish. 6 : 58-144.
- JEFFERTS (K.B.), BERGMAN (P.K.), FISCUS (H.F.), 1963. A coded wire identification system for macro-organisms. Nature Lond. 198: 460-462.
- JOB (T.J.), PANTULU (V.R.), 1953. Fish trapping in India. J. Asiatic Soc., 14 (2) : 175-196.
- JONES (A.C.), DIMITRIOU (D.E.), EWALD (J.), TWEEDY (J.H.), 1970. Distribution of early developmental stages of pink shrimp Penaeus duorarum Burkenroad in Florida waters. Bull. mar. Sci., 20 (3): 634-661.
- JONES (S.), 1969. The prawn fishery resources of India. FAO Fish. Rep., 57 (3): 735-748.

- KAGWADE (P.V.), 1967. Prawn catches by mechanised vessels in the trawling grounds of Bombay and Saurashtra. Proc. Symp. Crustacea, Mar. biol. Ass. India, 4: 1348-1381.
- KAJIYAMA (E.), 1933. A research on the spawning and growth of Penaeus japonicus Bate. Rep. Fish. Exp. St. Hiroshima Pref., 12: 134-159. (en Japonais)
- KAJIYAMA (E.), 1935. On the growth of Penaeus japonicus Bate. Rep. Fish. Exp. St. Hiroshima Pref., 13: 20-24 (en Japon.)
- KEMP (S.), 1915. Fauna of the Chilka lake. Crustacea decapoda. Mem. Indian Mus., 5: 201-325.
- KIENER (A.), 1963. Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar Publs Cent. Tech. for. trop., 24, 244p., 160 pls.
- KHANDKER(N.A.), 1968. Some aspects of the biology of white shrimp Penaeus schmitti Burkenroad, in Lake Unare, Venezuela. FAO Fish. Rep. 57 (2): 505-512.
- KIENER (A.), 1965. Contribution à l'étude écologique et biologique des eaux saumâtres malgaches. Les poissons euryhalins et leur rôle dans le développement des pêches. Vie, Milieu, 16 (2): 1013-1149, 25 pl.
- KING (J.E.), 1948. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, Penaeus setiferus (Linnaeus). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 94 (3): 244-262.
- KITTAKA (J.), MURRAY (R.L.Jr.), 1975. Effects of competitors upon the growth rate of white shrimp. Bull. jap. Soc. sci. Fish., 41 (8): 869-875.
- KLIMA (E.F.), 1963. Mark-shrimp experiments with brown and white shrimp in the Northern Gulf of Mexico. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 16: 52-64.
- KLIMA (E.F.), 1965. Evaluation of biological stains, inks, and fluorescent pigments as marks for shrimp. U.S. Fish. Wildl. Serv. Spec. sci. Rep. Fish., 511, 8p.

- KLIMA (E.F.), 1974. A white shrimp mark-recapture study. Trans. Amer. Fish. Soc., 103 (1): 107-113.
- KNIGHT (C.E.), BERRY (R.J.), 1967. Recoveries of marked pink shrimp Penaeus duorarum released on the Florida Tortugas grounds in 1965. U.S. Fish Wildl. Serv. Data Rept., 19, 81 p.
- KUBO (I.), 1949. Studies on the penaeids of Japanese and adjacent waters. J. Tokyo Coll. Fish., 36 (1): 1-467.
- KUNJU (M.M.), 1967. Observations on the prawn fishery of Maharashtra coast. Symp. Ser. mar. biol. Ass. India, 2 (4): 1382-1397.
- KUNJU (M.M.) 1970. Synopsis of biological data on the Penaeid prawn Solenocera indica Nataraj, 1945, FAO Fish. Rep., 57 (4): 1317-1333.
- KURUP (N.S.), RAO (V.), 1974. Population characteristics and exploitation of the important marine prawns of Ambalapuzha, Kerala. Indian J. Fish., 21 (1): 183-210.
- KUTHALINGAM (M.D.K.), 1970. Prawn fishery by trawl off Cannanore during 1965-1968. Indian J. Fish., 17 (1, 2) : 173-178.
- KUTKUHN (J.H.), 1966. Dynamics of a Penaeid shrimp population and management implications. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 65 (2): 313-338.
- KUTKUHN (J.H.), COOK (H.L.), BAXTER (K.N.), 1969. Distribution and density of prejuvenile Penaeus shrimp in Galveston entrance and the nearby Gulf of Mexico (Texas). FAO Fish. Rep., 57 (3): 1075-1100.
- KUTTY (N.M.), MURUGAPOOPATHY (G.) 1968. Diurnal activity of the prawn Penaeus semisulcatus De Haan. J. mar. biol. Ass. India, 10 (1): 95-98.
- KUTTY (M.N.), 1969. Oxygen consumption of the prawns Penaeus indicus H. Milne Edwards and Penaeus semisulcatus de Haan. FAO Fish. Rep., 57 (3): 957-970.
- KUTTY (M.N.), MURUGAPOOPATHY (G.), KRISHNAN (T.S.), 1971. In-

- fluence of salinity and temperature on the oxygen consumption in young juveniles on the Indian prawn Penaeus indicus. Mar. Biol. 11 (2): 125-131.
- LABAT (J.P.), 1974. Croissance de Penaeus japonicus Bate dans l'étang de Bages Sigeon (Aude) en captivité dans le milieu naturel (été 1973). Vie Milieu, 24 (2), sér. A: 301-308.
- LE GUEN (J.C.), CROSNIER (A.), 1968. Contribution à l'étude du rythme quotidien d'activité de la crevette Penaeus duorarum Burkenroad (Crustacea Decapoda Natantia): Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 2^e série, 40 (2): 342-350.
- LE RESTE (L.), 1970a. Biologie de Acetes erythraeus (Sergestidae) dans une baie du N-W de Madagascar (baie d'Ambaro). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 8 (2): 35-56.
- LE RESTE (L.), 1970b. Contribution à l'étude du rythme d'activité nocturne de Penaeus indicus et Parapenaeopsis acclivirostris (Crustacea, Decapoda, Natantia). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 8 (3): 3-10.
- LE RESTE (L.), 1971. Rythme saisonnier de la reproduction, migration et croissance des postlarves et des jeunes chez la crevette Penaeus indicus H. Milne Edwards en baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 9 (3): 279-292.
- LE RESTE (L.), 1973a. Etude du recrutement de la crevette Penaeus indicus H. Milne Edwards dans la zone de Nosy-Bé (Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 11 (2): 171-178.
- LE RESTE (L.), 1973b. Etude de la répartition spatio-temporelle des larves et jeunes postlarves de la crevette Penaeus indicus H. Milne Edwards en baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 11 (2): 179-189.

- LE RESTE (L.), 1973c. Zones de ponte et nurseries de la crevette Penaeus indicus H. Milne Edwards le long de la côte nord-ouest de Madagascar. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 32, 11p., 16 pl., multigr.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), 1973. Réflexions sur les possibilités d'aménagement de la pêche crevettière à Madagascar Bull. Madagascar, 320, 16p.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), BARBE (F.), 1974. Biométrie de quelques crevettes pénéides à Madagascar : Penaeus indicus H. Milne Edwards, Penaeus semisulcatus de Haan, Penaeus japonicus Bate, Metapenaeus monoceros (Fabricius). Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 46, 29p., multigr.
- LE RESTE (L.), 1976. Etat de nos connaissances sur le crabe de vase Scylla serrata Forskal à Madagascar. O.R.S.T.O.M. Paris, 32 p.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), 1976a. Biologie de la crevette Penaeus indicus H. Milne Edwards à Madagascar : croissance, recrutement, migrations, reproduction, mortalités. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 14 (2): 109-127.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), 1976b. Biologie des adultes chez la crevette Metapenaeus monoceros (Fabricius) au N.O de Madagascar. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 14 (3): 249-259.
- LINDNER (M.J.), 1953. Estimation of growth rate in animals by marking experiments. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull. 54 (78): 65-69.
- LINDNER (M.J.), ANDERSON (W.W.), 1956. Growth, migrations, spawning and size distribution of shrimp Penaeus setiferus. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull., 56 (106): 553-645.
- LINDNER (M.J.), COOK (H.L.), 1969. Synopsis of biological data on the white shrimp Penaeus setiferus (Linnaeus). FAO Fish. Rep., 57 (4) : 1439-1469.

- LINDNER (M.J.), BAILEY (J.E.), 1968. Distribution of brown shrimp (Penaeus aztecus aztecus Ives) as related to turbid water photographed from space. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull. 67: 289-294.
- LOESCH (H.), 1965. Distribution and growth of Penaeid shrimp in Mobile Bay, Alabama. Publs Inst. mar. Sci. Univ. Tex., 10: 41-58
- LOPEZ GUERRERO(L.), 1968. Estudio preliminar sobre las migraciones de postmisis de Penaeus vannamei Boone. FAO Fish. Rep., 57 (2): 405-513.
- LUCAS (C.), YOUNG (P.C.), BRUNDRITT (J.K.), 1972. Preliminary mortality rates of marked king prawns in laboratory tanks. Aust. J. mar. Freshwat. Res., 23 (2): 143-149.
- LUCAS (C.) 1975. A method for estimating mortality rates from tag recoveries when fishing is not constant. Aust. J. mar. Freshwat. Res., 26: 75-79.
- MC COY (E.G.), 1968. Migration, growth and mortality of North carolina pink and brown Penaeid shrimps. N.C. Division of Commercial and Sport Fish., Spec. sci. Rep., 15, 26p.
- MAC NAE (W.), 1957. The ecology of plants and animals in the intertidal regions of the Zwartkops estuary, near Port Elizabeth, South Africa. J. Ecol., 50 (1): 19-34.
- MAC NAE (W.), KALK (M.), 1962. The ecology of the mangrove sawamps at Inhaca Island, Moçambique. J. Ecol., 50 (1): 19-34.
- MAC NAE (W.), 1968. Fauna an flora of mangrove swamps. Adv. mar. Biol., 6: 73-270.
- Mc RAE (E.D.), 1952. Progress report on the shrimp investigation. Ann. Rept. Mar. Lab. Tex. Game Fish., Comm. Sept. 1, 1950 to Aug. 31, 1951.
- MAGNIER (Y.), PITON (B.), TERAY (A.), 1970. Résultats des ob-

- servations physicochimiques en baies d'Ambaro et d'Ampa-sindava de janvier 1969 à Février 1970. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 17, multigr. 66p.
- MAGNIER (Y.), PITON (B.), 1972. La circulation en baie d'Ampa-sindava (Madagascar) et ses implications biochimiques. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 10 (1): 75-98.
- MAKO (H.), SHOJIMA (E.), 1969. Some aspects of the movements and available stock size of corean shrimp, by use of tagging data. Bulletin of the Seikai regional Fisheries Research Laboratory, 37: 33-50 (en japonais).
- MARCILLE (J.), 1972. Les stocks de crevettes pénaeides côtières malgaches. Bull. Madagascar, 311: 387-408.
- MARCILLE (J.), 1973. Prospection crevettière effectuée en baie d'Antongil par le N.O. VAUBAN du 2 au 6 avril 1973. Archives Centre ORSTOM Nosy-Bé, 11, 1 carte, 6p., multigr.
- MARCILLE (J.), VEILLON (P.), 1973. La pêche crevettière à Madagascar de 1967 à 1972 ; évolution des stocks. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 35, 28p., multigr.
- MARCILLE (J.), STEQUERT (B.), 1974. La pêche crevettière à Madagascar en 1973. Evolution des stocks et des pourcentages des différentes espèces dans les captures. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 43, 42p., multigr.
- MARCILLE (J.), STEQUERT (B.), LE RESTE (L.), 1975. La pêche crevettière à Madagascar en 1974. Mission ORSTOM Nosy-Bé, 22p., multigr.
- MARTOSUBROTO (P.), 1974. Fecundity of pink shrimp Penaeus duorarum Burkenroad. Bull. mar. Sci., 24 (3): 606-627.
- MENON (M.K.), 1937. Decapod larvae from the Madras plankton. Bull. Madras Govt. Mus. (nat. Hist.), 3 (5): 1-55.
- MENON (M.K.), 1955. On the paddy field prawn fishery of Travancore, Cochin, India, and an experiment in prawn culture.

- Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 5 (2, 3): 131-135.
- MENON (M.K.), 1957. Contributions to the biology of Penaeid prawns of the south west coast of India. I) Sex ratio and movements. Indian J. Fish., 4 (1): 62-74.
- MENON (M.K.), RAMAN (K.), 1961. Observations on the prawn fishery of the Cochin backwaters with special reference to the stake net catches. Indian J. Fish., 8 (1): 1-23.
- MENZEL (R.W.), 1955. Marking of shrimp. Science, 121 (3143), p. 446.
- MILLARD, (N.A.H.), HARRISON (A.D.), 1954. The ecology of south african estuaries. Part V) Richard's Bay. Trans. Roy. Soc. South Africa. 34 (1): 157-179.
- MILNE EDWARDS (H.), 1837. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Paris, vol. 2, 532p.
- MOHAMED (K.H.), 1967a. Penaeid prawns in the commercial shrimp fisheries of Bombay with notes on species and size fluctuations. Symp. ser. mar. biol. Ass. India, 2 (4): 1408-1418.
- MOHAMED (K.H.), 1967b. Prawn Fisheries. In Central Marine Fisheries Institute, Government of India, 20 th Anniversary Souvenir. Mandapam Camp: 75-81.
- MOHAMED (K.H.), 1969a. Synopsis of biological data of the indian prawn Penaeus indicus H. Milne Edwards 1837. FAO Fish. Rep., 57 (4): 1269-1288.
- MOHAMED (K.H.), 1969b. Synopsis of biological data on the Jumbo tiger prawn Penaeus monodon Fabricius 1798. FAO Fish. Rep., 57 (4): 1251-1266.
- MOHAMED (K.H.), RAO (V.P.), GEORGE (M.J.), 1968. Postlarvae of Penaeid prawns of southwest coast of India with a key to their identification. FAO Fish. Rep., 57 (2): 487-503.
- MOLLER (T.H.), JONES (D.A.), 1975. Locomotory rhythms and burrowing

- habits of Penaeus semisulcatus (de Haan) and Penaeus monodon (Fabricius) (Crustacea: Penaeidae). J. exp. mar. Biol. Ecol., 18 (1): 60-77.
- MOULHERAT (J.L.), VINCKE (M.), 1968. Etude en vue du développement de la pêche aux pangalanes-Est (zone Tamatave-Andevoranto). Publs Cent. tech. for. trop., Madagascar, multigr. 195p., 17pl.
- MUNRO (J.L.), JONES (A.C.), DIMITRIOU (D.), 1968. Abundance and distribution of the larvae of the pink shrimp (Penaeus duorarum) on the tortugas Shelf of Florida, august 1962-october 1964. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 67 (1): 165-181.
- NAYAR (S.G.), 1958. A preliminary account of the fisheries of Vizhingam. Indian J. Fish., 5: 32-55.
- NEAL (R.A.), 1969. Methods of marking shrimp. FAO Fish. Rep., 57 (3): 1149-1165.
- ODUM (W.E.), HEALD (E.J.), 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In Estuarine Research, vol. I. L.E. CRONIN, New-York, San Francisco, London: 265-286.
- OLIVEIRA (L.P.H. de), KRAU (L.), MIRANDA (A.S.A.), 1971. Sobre o calcio no habitat do camarão Penaeus schmidtii Burkenroad. Arqu. Mus. nacion., 54: 277-278.
- ORTIZ (J.A.M.), 1968. Frecuencia de camaron postlarval (Penaeus Fabricius 1798) relacionada con la temperatura y salinidad en la costa de ciudad madero, Tamaulipas, Mexico. FAO Fish. Rep., 57 (2): 321-329.
- PALACIOS (M.O.), 1968. Estudio de la biologia del camaron cafe Penaeus californiensis Holmes. FAO Fish. Rep., 57 (2): 331-356.
- PANIKKAR (N.K), 1937. Prawn industry of the Malabar coast.

- J. Bombay nat. Hist. Soc., 39 (2): 343-353.
- PANIKKAR (N.K.), AIYAR (R.G.), 1939. Observations on breeding in brackish-water animals of Madras. Proc. Indian Acad. Sci., B, 25 (9): 343-364.
- PANIKKAR (N.K.), MENON (M.K.), 1956. Prawn fisheries of India. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 6 (2,3): 328-344.
- PANIKKAR (N.K.), 1968. Osmotic behaviour of shrimps and prawns in relation to their biology and culture. FAO Fish. Rep. 57 (2): 527-538.
- PAQUETTE (R.G.), SCOTT (E.L.), SUND (P.N.), 1961. An enlarged Clarke-Bumpus plankton sampler. Limn. Oceanogr., 6 (2): 230-233.
- PARKER (J.C.), 1970. Distribution of juvenile brown shrimp Penaeus aztecus Ives in Galveston bay (Texas) as related to certain hydrographic features and salinity. Cont. mar. Sci. 15 : 1 - 2.
- PENN (J.W.), 1975a. The influence of tidal cycles on the distributional pathway of Penaeus latisulcatus Kishinouye in Shark Bay, Western Australia. Aust. J. mar. Freshwat. Res., 26 (1): 93-102.
- PENN (J.W.), STALKER (R.W.), 1975. A daylight sampling net for juvenile penaeid prawns. Aust. J. mar. Freshwat. Res. 26 : 287-291.
- PEREZ FARFANTE (I.), 1969. Western Atlantic shrimps of the genus Penaeus. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 67 (3) 461-591.
- PETIT (D.), BHAUD (M.), BINET (D.), BOUR (W.), DESSIER (A.), FRONTIER (S.), LABOUTE (P.), 1969. Le filet "Lucifer": description, manoeuvre, performances, Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 9, multigr., 16p., 7 pl.
- PETIT (D.), BOUR (W.), 1971. Zooplankton d'une baie eutrophique

- tropicale 1) Méthodologie des prélèvements. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 24 : 8-24, 4pl., multigr.
- PETIT (D.), FRONTIER (S.), 1971. Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 4) Cycle annuel des poids secs. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 24: 39-54, 8 pl, multigr.
- PETIT (D.), 1973. Zooplancton de la région de Nosy-Bé. VIII) Répartition spatio-temporelle du genre Lucifer (Décapode Sergestidae) dans la province néritique. Cah. ORSTOM sér. Océanogr., 11 (3): 373-385.
- PICHON (M.), 1966. Note sur la faune des substrats sablo-vaseux infralittoraux de la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 4 (1): 79-94.
- PILLAI (T.V.R.), 1948. Marine fisheries of Kodinar in Kathiawar. J. Bombay nat. Hist. Soc., 48: 47-61.
- PILLAY (K.K.), NAIR (B.N.), 1971. The annual reproductive cycles of Uca annulipes, Portunus pelagicus and Metapenaeus affinis (Decapoda) from south-west coast of India. Mar. Biol., 11 (2): 152-165.
- PITON (B.), PRIVE (M.), TERAY (A.), 1969. Résultats des observations physicochimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 5, multigr. 55p.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1970. Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 19, multigr., 19p.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1971. Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 9 (2) 149-166.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1972. Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. Ann. Univ. Madagascar (série Sci. nat. Math.), 9 : 93-104.

- PITON (B.), MAGNIER (Y.), CITEAU (J.), 1973. Une période de poussée phytoplanctonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. III) Conditions hydrologiques. Cah. ORSTOM sér. Océanogr., 11 (2): 191-200.
- PLANTE (R.), 1967. Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy-Bé. Note préliminaire. Cah. ORSTOM. sér. Océanogr. 5 (2) : 95-108.
- PLANTE (R.), PLANTE-CUNY (M.R.), 1971. Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). Ann. Univ. Madagascar (sér. Sci. nat. Math.), 8: 245-253.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1973. Recherches sur la production primaire benthique en milieu tropical. I) Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeurs des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C . Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., 11 (3): 317-348.
- PRASAD (R.R.), NAIR (P.V.R.), 1973. Indian and the Indian Ocean Fisheries. J. mar. biol. Ass. India, 15 (1): 1-19.
- PRITCHARD (D.W.), 1967. Observations on circulation in coastal plain estuaries. In Estuaries, G.H. Lauff ed., Am. Ass. Adv. Sci. n°83: 37-49.
- PULLEN (E.J.), MOCK (C.R.), RINGO (R.D.), 1968. A net for sampling the intertidal zone of an estuary. Limnol. Oceanogr. 13 (1): 200-202.
- PULLEN (E.J.), LEE TRENT (W.), 1969. White shrimp emigration in relation to size, sex, temperature and salinity. FAO Fish Rep., 57 (3) : 1001-1014.
- QURESHI (M.R.), 1956. Shrimp fisheries of Pakistan. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 6 (2 et 3): 359-362.
- RACEK (A.A.), 1955. Littoral Penaeinae from New South Wales and adjacent Queensland waters. Aust. J. mar. Freshwat. Res.,

6 (2): 209-241.

- RACEK (A.A.), DALL (W.), 1965. Littoral Penaeinae (Crustacea Decapoda) from northern Australia, New Guinea and adjacent waters. Verh. K. med. Akad. Wet., 56 (3): 1-116.
- RAGOTZKIE (R.A.), 1959. Plankton productivity in estuarine waters. Publs Inst. mar. Sci. Univ. Tex., 6: 146-158.
- RAJYALAKSHMI (T.), 1962. Observations on the biology and fishery of Metapenaeus brevicornis (M. Edw.) in the Hooghly estuarine system. Indian J. Fish., 8 (2): 383-402.
- RAJYALAKSHMI (T.), 1964. On the age and growth of some estuarine prawns. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 11 (2): 52-83.
- RAKOTOVAHINY (E.), 1971. Pêche crevetteière à Madagascar. Bull. Madagascar, 301: 525-538.
- RALISON (A.), 1971. Note sur le stock de crevettes de la côte nord-ouest malgache. Bull. Madagascar, 307: 952-967.
- RAO (K.P.), 1958. Oxygen consumption as a function of size and salinity in Metapenaeus monoceros (Fabricius) from the marine and brackish water environments. J. Exptl. Biol., 35: 307-323.
- RAO (P.V.), 1968. Maturation and spawning of the penaeid prawns of the southwest coast of India. FAO Fish. Rep., 57 (2) 285-302.
- RAO (P.V.), 1969. A synopsis of biological data on penaeid prawn Parapenaeopsis styliifera (H. Milne Edwards) 1837. FAO Fish. Rep., 57 (4): 1575-1605.
- RAO (P.V.), 1971. Some observations on the biology of Penaeus indicus H. Milne Edwards and Penaeus monodon Fabricius from the Chilka Lake. Indian J. Fish., 14 (1, 2): 251-270.
- RAO (P.V.), KATHIRVEL (M.), 1973. On the breeding of a penaeid prawn, Metapenaeus dobsoni in the brackish water medium.

- Indian J. Fish., 20 (1): 228-230.
- RAO (R.M.) 1969. Studies on the prawn fisheries of the Hooghly estuarine system. Proc. nat. Inst. Sci. India. B, 35 (1): 1-27.
- RAO (R.M.), GOPALAKRISHNAN (V.), 1970. Identification of juveniles of the prawns Penaeus monodon Fabricius and Penaeus indicus H. Milne Edwards. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 13 (2): 128-131.
- RAO (A.V.P.), 1971. Some observations on the biology of Penaeus indicus H. Milne-Edwards and Penaeus monodon Fabricius from the Chilka Lake. Indian J. Fish., 14 (1-2): 251-270.
- RENFRO (W.C.), 1960. Abundance and distribution of penaeid shrimp larvae. Fish. Res. Galveston Biol. Lab. Circ., 92: 9-10.
- RENFRO (W.C.), 1963a. Small beam net for sampling postlarval shrimp. U.S. Fish Wildl. Serv. Circ., 161: 86-87.
- RENFRO (W.C.), 1963. Life history stages of gulf of Mexico brown shrimp. U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ., 183: 94-98.
- RENFRO (W.C.), BRUSHER (H.A.), 1964. Population distribution and spawning. U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ. 183: 13-15.
- RICKER (W.E.), 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish population. Bull. Fish. Res. Bd. Canada 119, 300p.
- ROBSON (D.S.), REGIER (H.A.), 1964. Sample size in Petersen mark-recapture experiments. Trans. Amer. Fish. Soc., 93 (3) 215-226.
- ROESSLER (M.A.), JONES (A.C.), MUNRO (J.L.), 1969. Larval and postlarval pink shrimp Penaeus duorarum in South Florida. FAO Fish. Rep. 57 (3) : 859-866.
- ROESSLER (M.A.), REHRER (R.G.), 1971. Relation of catches of postlarval pink shrimp in Everglades National Park, Florida, to the commercial catches on the Tortugas grounds. Bull. mar. Sci. 21 (4): 790-805.

- ROSSIGNOL (M.), 1972. Etude d'un marais de la Guyane française, le marais Sarcelle. Biologie, écologie des crevettes Penaeus aztecus subtilis (formes juvéniles). Centre ORSTOM Cayenne multigr., 39p.
- RUELLO (N.V.), 1970. Prawn tagging experiments in New South Wales. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 94 : 277-287.
- RUELLO (N.V.), 1973a. Burrowing, feeding and spatial distribution of the school prawn Metapenaeus macleayi (Haswell) in the Hunter River region, Australia. J. exp. mar. Biol. Ecol. 13: 189-206.
- RUELLO (N.V.), 1973b. The influence of rainfall on the distribution and abundance of the school prawn Metapenaeus macleayi in the Hunter River region (Australia). Mar. Biol. 23 (3): 221-228.
- ST AMANT (L.S.), CORKUM (K.C.), BROOM (J.G.), 1963. Studies on growth dynamics of the shrimp, Penaeus aztecus, in Louisiana waters. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 15: 14-26.
- ST AMANT (L.S.), BROOM (J.G.), FORD (T.B.), 1966. Studies on the brown shrimp, Penaeus aztecus, in Barataria Bay, Louisiana. Proc. Gulf and Caribb. Fish. Inst., 18: 1-17.
- SALOMAN (C.H.), 1965. Bait shrimp (Penaeus duorarum) in Tampa bay, Florida. Biology, fishery, economics and changing habitat. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep., 520, 16p.
- SALOMAN (C.H.), 1968. Diel and seasonal occurrence of pink shrimp Penaeus duorarum Burkenroad, in two divergent habitats of tampa bay, Florida. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. sci. Rep., 561, 6p.
- SHAIKMAHMUD (F.S.), TEMBE (V.B.), 1958. Study of Bombay prawns: the reproductive organs of Parapenaeopsis styliifera (M. Edw.). J. Univ. Bombay, 27 (3): 99-110.

SHAIKMAHMUD (F.S.), TEMBE (V.B.), 1960. Study of Bombay prawns.

the seasonal fluctuation and variation in abundance of the commercially important species of Bombay prawn with a brief note on their size, state of maturity and sex ratio. Indian J. Fish., 7 (1): 69-81.

SHAIKMAHMUD (F.S.), TEMBE (V.B.), 1961. A brief account of the changes in the developing ovary of (Penaeid prawns) Parapenaeopsis stylifera (M. Edw.) in relation to maturation and spawning cycle. J. Univ. Bombay, 29 (3-4-5): 62-77.

SOURNIA (A.), 1968. Recherches sur le phytoplancton et la production primaire dans le Canal de Mozambique. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paris, 111p., 12pl., multigr.

SOURNIA (A.), 1969. Cycle annuel du phytoplancton et de la production primaire dans les mers tropicales. Mar. Biol. 3 (4): 287-303.

SOURNIA (A.), 1972. Une période de poussée phytoplanctonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. II) Production primaire. Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., 10 (3): 289-300.

SUAREZ ALVAREZ (G.), 1973. Factores fisiocologicas que limitan la distribucion del camaron Penaeus schmitti en la bahia de Cienfuegos, Cuba. Rev. Roumaine Biol. Zool., 18 (5) 359-383.

SUBRAHMANYAM (C.B.), 1962. Oxygen consumption in relation to body weight and oxygen tension in the prawn Penaeus indicus. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 55: 152-161.

SUBRAHMANYAM (C.B.), 1963. A note on the annual reproductive cycle of the prawn Penaeus indicus (M. Edw.) of Madras coast. Curr. Sci., 32 (4): 165-166.

SUBRAHMANYAM (C.B.), 1965. On the unusual occurrence of Penaeid eggs in the inshore waters of Madras. J. mar. biol. Ass. India. 7 (1): 83-88.

- SUBRAHMANYAM (C.B.), 1967. On the reproductive cycle of Penaeus indicus. J. mar. biol. Ass. India, 7 (2): 284-290.
- SUBRAHMANYAM (C.B.). 1971. The relative abundance and distribution of Penaeid shrimp larvae off the Mississippi coast. Gulf Res. Rep., 3 (2) : 291-345.
- SUBRAHMANYAM (M.), 1964. Fluctuations in the prawn landings in the Godavari Estuarine systems. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 11 (2): 44-51.
- SUBRAHMANYAM (M.). 1965. Lunar, diurnal and tidal periodicity in relation to the prawn abundance and migration in the Godavari Estuarine Systems. Fish. Tech., Ernakulam, 2 (1) 26-41.
- SUBRAHMANYAM (M.), 1965. Fluctuations in the prawn landings in Chilka Lake. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 12 (2): 202-209.
- SUBRAHMANYAM (M.), 1967a. Further observations on the lunar periodicity in relation to the prawn abundance in the Godavari estuarine system. J. mar. biol. Ass. India., 9 (1): 111-115.
- SUBRAHMANYAM (M.), 1967b. Fluctuations in the prawn landing in Chilka Lake. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 12 (2): 202-207.
- SUBRAHMANYAM (M.). 1968. Observations on marking prawns with vital stains. J. mar. biol. Ass. India, 9 (1): 202-204
- SUBRAHMANYAM (M.), RAO (J.K.), 1970. Observations on the post-larval prawns (Penaeidae) in the Pulicat Lake with notes on their utilization in capture and culture fisheries. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 13 (2): 113-127.
- SUBRAHMANYAM (M.), 1973. Fishery and biology of Metapenaeus monoceros (Fabricius) from the Godavari estuarine system. Indian J. Fish., 20 (1): 95-107.
- TABB (D.C.), DUBROW (D.L.), JONES (A.E.), 1962. Studies on the

- biology of the pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad, in Everglades National Park, Florida. Fla. State Bd. Conserv., Tech. Ser., 37, 30p.
- TALBOT (P.), CLARK (W.H.Jr.), LAWRENCE (A.L.), 1972. Light and electron microscopic studies on osmoregulatory tissue in the developing brown shrimp, Penaeus aztecus. Tissue and cell., 4 (2): 271-286.
- TEMPLE (R.F.), FISHER (C.C.), 1965. Vertical distribution of the planktonic stages of Penaeid shrimp. Inst. Mar. Sci., Publ., 10: 59-67.
- TEMPLE (R.F.), FISCHER (C.C.), 1968. Seasonal distribution and relative abundance of planktonic stage shrimp in the north-western Gulf of Mexico, 1961. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull., 66 (2): 323-334.
- THAM (A.K.), 1967. Prawn culture in Singapore. FAO Fish. Rep., 57 (2): 85-93.
- TIEWS (K.), 1967. The use of plastic tags for tagging small shrimps (brown shrimp, Crangon vulgaris Fabricius) and on the problem of tagging experiments of this species of shrimp. Symp. Ser. mar. biol. Ass. India; 2 (4): 1296-1300.
- TRENT (L.), 1967. Size of brown shrimp and time of emigration from the Galveston Bay system, Texas. Proc. Gulf and Caribb Fish. Inst., 19: 7-16.
- VEILLON (P.), 1973. Analyse des effets de la fermeture de la pêche crevetteière décidée, dans certaines zones de Madagascar, du 15 décembre 1972 au 15 février 1973. Doc. sci. Centre ORSTOM Nosy-Bé, 37: multigr., 16p.
- VINCENT-CUAZ (L.), 1964. Observations crevetteière effectuées en 1964 à Madagascar. Campagne du "Chidorigo". Div. Pêches mar. Ministère de l'Agriculture de Madagascar. Tananarive 34p. multigr.

VINCENT-CUAZ (L.), 1967. Observations crevettières 1966. Campagne du "Bibelot", production artisanale. Div. Pêches mar. Ministère de l'Agriculture de Madagascar. Tananarive. 66p. multigr.

WELKER (B.D.), CLARK (S.H.), FONTAINE (C.T.), BENTON (R.C.), 1975.

A comparaison of Petersen tags and biological stains used with internal tags as marks for shrimps. Gulf Res. Rep., 5 (1): 1-5.

WHEELER (R.S.), 1963. Immersion staining of postlarval shrimp.

U.S. Fish Wildl. Serv., Circ., 161 : 90-91.

WICKHAM (D.A.), 1966. Observations on the patterns of persistent activity in juvenile pink shrimp, Penaeus duorarum Burkenroad. Bull. mar. Sci., 17 (4): 769-786.

WICKHAM (D.A.), MINKLER (F.C.), 1975. Laboratory observations on daily patterns of burrowing and locomotor activity of pink shrimp, Penaeus duorarum, brown shrimp, Penaeus aztecus, and white shrimp, Penaeus setiferus. Contr. mar. Sci. 19 : 21-35.

WILLIAMS (A.B.), 1955a. A contribution to the life histories of commercial shrimps (Penaeidae) in North Carolina. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 5 (2): 116-146.

WILLIAMS (A.B.), 1955b. A survey of North Carolina shrimp nursery grounds. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 71 (2): 200-207.

WILLIAMS (A.B.), 1955c. Substrates as a factor in shrimp distribution. Limnol. Oceanogr., 3 (3): 283-290.

WILLIAMS (A.B.), 1959. Spotted and brown shrimp postlarvae (Penaeus) in North Carolina. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 9 (3) : 281-290.

WILLIAMS (A.B.), 1960. The influence of temperature on osmotic regulation in two species of estuarine shrimps (Penaeus). Biol. Bull., 119 : 560-571.

- WILLIAMS (A.B.), 1969a. Penaeid shrimp catch and heat summation an apparent relationship. FAO Fish. Rep., 57 (3): 643-656.
- WILLIAMS (A.B.), 1969b. A ten year study of meroplankton in North Carolina estuaries: cycles of occurrence among Penaeidean shrimps. Chesapeake Sci., 10 (1): 36-47.
- WIESEPAPE (L.M.), ALDRICH (D.V.), STRAWN (K.), 1972. Effects of temperature and salinity on thermal death in postlarval brown shrimp, Penaeus aztecus. Physiol. Zool., 45 (1): 22-33.
- YOKEL (B.J.), IVERSEN (E.S.), IDYLL (C.P.), 1969. Prediction of the success of commercial shrimp fishing on the Tortugas grounds based on enumeration of emigrants from the Everglades National Park Estuary. FAO Fish. Rep., 57 (3): 1027-1040.
- YOUNG (J.H.), 1959. Morphology of the white shrimp, Penaeus setiferus (Lin.) U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 59 (145): 1-168.
- ZAMORA (G.), TRENT (L.), 1968. Use of dorsal carinal spines to differentiate between postlarvae of brown shrimp, Penaeus aztecus Ives, and white shrimp, Penaeus setiferus (Linnaeus). Contr. mar. Sci., 13: 17-19.
- ZEIN-ELDIN (Z.P.), 1963. Effect of salinity on growth of postlarval penaeid shrimp. Biol. Bull. 125 : 188-196.
- ZEIN-ELDIN (Z.P.), ALDRICH (D.V.), 1965. Growth and survival of postlarval Penaeus aztecus under controlled conditions of temperature and salinity. Biol. Bull. 129 : 199-216.
- ZEIN-ELDIN (Z.P.), 1965. Effects of injected biological stains on oxygen uptake by shrimp. Trans. Amer. Fish. Soc., 94 (3): 277-278.
- ZEIN-ELDIN (Z.P.), GRIFFITH (G.W.), 1966. The effect of temperature upon the growth of laboratory-held postlarval Pe-

naeus aztecus. Biol. Bull. 131: 186-196.

ZOULA (P.), ZEIN-ELDIN (Z.P.), GRIFFITH (G.W.), 1969. An appraisal of the effects of salinity and temperature on growth and survival of postlarval Penaeids. FAO Fish. Rep., 57 (3): 1015-1026.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	5
Première Partie : ETUDE DU MILIEU	7
Considérations générales sur la côte nord-ouest de Madagascar	9
Topographie et bathymétrie de la baie d'Ambaro	11
Climatologie ; hydrographie	13
Mouvements de la mer	19
1. Houle et vague	19
2. Marées	19
3. Courants généraux	20
Hydrologie dans la baie	21
1. Saisons hydrologiques	21
2. Masses d'eau et circulation	25
3. Turbidité	28
Hydrologie dans la zone intertidale	29
1. Salinité	29
2. Température	31
Hydrologie dans un estuaire	33
1. Salinité	33
2. Température	34
Sédimentologie	37
Sels nutritifs	41
Biomasse et production primaire	43
1. Phytoplancton	43
2. Micro-phytobenthos	45
3. Plantes vasculaires produisant des détritux marins	45
Biomasse et production secondaire	47
1. Zooplancton	47
2. Zoobenthos	50

Deuxième Partie : ORIGINE DES DONNEES ET METHODES DE TRAITEMENT	53
Echantillonnage	55
1. Techniques de prélèvement et stations	55
2. Validité des techniques d'échantillonnage	64
3. Opérations effectuées sur les échantillons	68
Marquages	71
1. Techniques de marquage	71
2. Méthode utilisée	75
Statistiques de pêche	77
1. Pêcherie artisanale	77
2. Pêcherie industrielle	77
Transformation des données	79
1. Larves et postlarves planctoniques	79
2. Postlarves et juvéniles dans l'estuaire	81
Troisième Partie : RESULTATS	83
Répartition de <i>Penaeus indicus</i>	85
1. Répartition des adultes et des subadultes à Madagascar	85
2. Répartition des populations de larves et de juvéniles	91
3. Conclusion	99
Migrations mer-estuaire	103
1. Schéma moyen de la migration à travers les différents biotopes	103
2. Variations saisonnières des tailles de migration	107
3. Répartition des crevettes en fonction de la taille dans un biotope	121
4. Conclusion	131
Etude de la reproduction	133
1. Etude de la reproduction au niveau des individus	134
2. Etude de la reproduction au niveau de la population	148
3. Etude du déclenchement de la ponte	156
4. Nombre et fréquence des pontes chez une femelle	156
5. Conclusion	157
Etude des variations saisonnières d'abondance dans les différents biotopes	159
1. Postlarves en mer	159
2. Juveniles dans l'estuaire	160
3. Subadultes dans la zone intertidale	160
4. Adultes en mer	160
5. Discussion	163

Etude de la croissance	165
1. Etude de la croissance chez les jeunes crevettes	165
2. Etude de la croissance chez les adultes	172
3. Discussion	175
4. Courbes de croissance	185
Etude des mortalités chez les adultes, en mer	189
1. Méthode	189
2. Résultats	197
3. Discussion et conclusion	200
4. Comparaison avec les résultats rapportés dans la littérature	203
Cycle biologique de <i>Penaeus indicus</i>	205
1. Etude théorique du rythme de succession des générations	205
2. Etude du devenir des générations	213
3. Répercussions du rythme biologique sur les captures des pêcheries	223
4. Validité spatio-temporelle des résultats obtenus dans la zone de Nosy-Bé	231
Conclusion générale	235
Résumé	241
Bibliographie	251
Table des matières	289

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

CAHIERS ORSTOM (séries périodiques)

- **biologie** : études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale : agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie** : systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie** : pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogénèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie** : études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie** : hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie** : physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie** : problèmes soulevés par l'étude des sols : morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines** : études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

MÉMOIRES ORSTOM : consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (87 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES : depuis 1959, deux séries sont consacrées : l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE : collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (35 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES : mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (82 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM : cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (66 titres parus).

Les études en matière de géophysique (gravimétrie, sismologie, magnétisme...) sont publiées, ainsi que certaines données (magnétisme) dans des séries spéciales : **GÉOPHYSIQUE** et **OBSERVATIONS MAGNÉTIQUES**.

L'HOMME D'OUTRE-MER : cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault) (10 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant les domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRIINAIRE (périodicité mensuelle; ancienne dénomination jusqu'en 1970 : Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXV^e année).

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction générale :

24, rue Bayard - 75008 PARIS

Service des Publications :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

O.R.S.T.O.M. Éditeur

Dépôt légal : 4^e trim. 1978

I.S.B.N. : 2-7099-0541-8